UNIV. OF
TORONTO
LIBRARY

BINDING LIST NOV 15 1926

641
C

Digitized by the Internet Archive
in 2026 with funding from
University of Toronto

https://archive.org/details/laconstitutionde00chau

LA CONSTITUTION
DES PLANTES VASCULAIRES
RÉVÉLÉE PAR LEUR ONTOGÉNIE

Bot
C.

GUSTAVE CHAUVEAUD
DIRECTEUR DE LABORATOIRE A L'ÉCOLE DES HAUTES-ÉTUDES

LA CONSTITUTION
DES
PLANTES VASCULAIRES
RÉVÉLÉE PAR LEUR ONTOGÉNIE

AVEC 54 FIGURES DANS LE TEXTE

204152
17: 11: 26

PAYOT & Cie, PARIS
106, BOULEVARD SAINT-GERMAIN

1921

Tous droits réservés.

Tous droits de traduction, de reproduction et d'adaptation
réservés pour tous pays.
Copyright 1921, by Payot & Cie.

TABLE DES MATIÈRES

Pages.

INTRODUCTION. xi

I. — LES DIVERSES THÉORIES EN PRÉSENCE.

A. — THÉORIES CAULINAIRES. 16

1. Théorie de Van Tieghem ou théorie de la stèle. 17

2. Théorie de E. Bertrand ou théorie du divergeant. 17

3. Théorie de Bower ou théorie du strobile. 19

a. OBJECTIONS RELATIVES AUX THÉORIES CAULINAIRES. 20

B. — THÉORIES FOLIAIRES. 28

1. Théorie de Delpino ou théorie du phyllome. 29

2. Théorie de Celakowsky ou théorie de l'article. 29

3. Théorie de Potonié ou théorie du péricaulome. 30

4. Théorie de Lignier ou théorie du mériphyte. 31

b. OBJECTIONS RELATIVES AUX THÉORIES FOLIAIRES.. 32

C. — THÉORIES PHYTONAIRES. 44

1. Théorie de Gaudichaud ou théorie du phyton.. 45

2. Théorie de Bonnier ou théorie de la rotation. 46

c. OBJECTIONS RELATIVES AUX THÉORIES PHYTONAIRES. 47

d. L'OBSERVATION DIRECTE SUBSTITUÉE AUX HYPOTHÈSES. . . . 48

e. DANS LES VÉGÉTAUX A RACINE, L'UNITÉ FONDAMENTALE EST LA PHYLLORHIZE. 48

II. — MORPHOLOGIE EXTERNE.

1. Une Cryptogame aquatique est constituée par la formation de phyllorhizes successives. 51
2. Causes modifiant graduellement la formation typique primitive. 54
3. Sous l'influence de l'accélération et de la condensation du développement, le massif primitif devenu bourgeon latéral se transforme graduellement et devient le bourgeon terminal. 56
4. Causes modifiant brusquement la formation typique primitive. 58

f. Loi de formation des phyllorhizes. 59
5. La formation des phyllorhizes est moins distincte dans la plupart des plantes. 59
6. Une Cryptogame terrestre est constituée par la formation de phyllorhizes successives. 60
7. Une Monocotylédone aquatique est constituée par la formation de phyllorhizes successives. 63
8. Une Monocotylédone terrestre est constituée par la formation de phyllorhizes successives. 66
9. Une Dicotylédone est constituée par la formation de phyllorhizes dont les deux premières sont simultanées. . . . 69

g. La tige n'est pas une formation autonome et sa définition est arbitraire. 72

III. — MORPHOLOGIE INTERNE OU MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL VASCULAIRE.

1. L'appareil vasculaire d'une Cryptogame aquatique est constitué par la formation de systèmes élémentaires successifs. . 76
2. L'appareil vasculaire d'une Cryptogame terrestre est constitué par la formation de systèmes élémentaires successifs. 80
3. Causes modifiant la constitution vasculaire typique. . . . 85
4. Modifications résultant de l'accroissement progressif de la taille et de la différenciation des phyllorhizes successives. 86
5. Modifications résultant de l'accélération et de la condensation du développement ou transformation progressive du massif initial en bourgeon terminal. 87

6. Variations du massif initial chez les différentes plantes. . . 88
7. Comparaison entre les variations de la phylle et les variations de la rhize, chez les Cryptogames. 89
8. L'appareil vasculaire d'une Monocotylédone aquatique est constitué par la formation de systèmes élémentaires successifs. 90
9. L'appareil vasculaire d'une Monocotylédone terrestre est constitué par la formation de systèmes élémentaires successifs. 95
10. L'appareil vasculaire d'une Dicotylédone est constitué par la formation de systèmes élémentaires dont les deux premiers sont simultanés. 100
11. L'apparition de feuilles nouvelles est accompagnée de la différenciation de nouveaux éléments conducteurs dans la tige et dans la racine.. 105
12. Une Conifère est constituée par la formation de phyllorhizes dont les premières, en nombre généralement supérieur à deux, sont simultanées. 111
13. L'appareil vasculaire des Phanérogames présente une grande diversité. 113

h. Définition nouvelle de la tige. 115
14. La tige présente un épaississement progressif. 116
15. A la base de la tige, l'épaississement présente son minimum, chez la plupart des Cryptogames; tandis qu'il présente au contraire son maximum chez la plupart des Phanérogames. 117
16. L'épaississement de la tige s'accroît tantôt de façon progressive et indéfinie; tantôt de façon progressive, mais définie. 118
17. La feuille et la caule présentent dans leur développement relatif une grande variation. 120
18. La prépondérance de la feuille a produit les plantes macrophylles ou Pteropsida; tandis que la prépondérance de la caule a produit les plantes microphylles ou Lycopsida. . 122

i. De la ramification. 124

j. L'unité fondamentale du système conducteur est le convergent.. 125
19. Le système conducteur des Dicotylédones paraît avoir été formé primitivement de deux convergents complètement séparés. 128
20. Le rôle du convergent chez les Cryptogames. 133
21. Constitution primitive du système conducteur dans la racine des Cryptogames. 134

22. Comparaison du système conducteur chez une Cryptogame et chez une Phanérogame. 135
23. Le convergent est asymétrique dans la racine des Cryptogames, en général; tandis qu'il est symétrique dans la racine des Phanérogames. 137
24. Sur le nombre des convergents de la racine. 140
25. L'évolution du convergent dans la racine. 142
26. L'apparition des formations secondaires, dans la racine des premières phyllorhizes, paraît coïncider avec la suppression de la rhize dans les phyllorhizes suivantes. 143
27. L'évolution du convergent dans la phylle des Cryptogames. 145
28. L'évolution du convergent subit dans la phylle des Phanérogames une accélération basifuge. 147
29. L'accélération basifuge est plus ou moins grande dans les différentes plantes. 148
30. L'accélération basifuge se manifeste très peu dans la racine qui a conservé son caractère ancestral. 149
31. C'est l'accélération basifuge qui a mis en défaut les diverses théories. 150

CONCLUSION. 153

INTRODUCTION

Au cours des trente dernières années, la constitution du végétal a été l'objet de recherches très nombreuses. Les botanistes des divers pays ont mis en œuvre des matériaux empruntés non seulement aux plantes vivantes en voie de formation, mais encore à la succession phylogénique des plantes fossiles.

Il en est résulté une véritable éclosion de théories nouvelles dont quelques-unes réalisent un progrès notable, sans apporter toutefois une solution satisfaisante. Aussi les morphologistes discutent toujours sur la valeur relative des différents membres du végétal, ou sur le nombre des unités fondamentales qui entrent dans sa constitution. Certains prétendent qu'il existe autant d'unités fondamentales qu'il y a, dans la plante, de membres différents. D'autres soutiennent, au contraire, que c'est la même unité fondamentale qu'on trouve à l'origine des différents membres. Enfin, il en est qui proposent des conceptions intermédiaires.

Pendant la même période, nous avons poursuivi

des observations sur les éléments conducteurs des plantes, et ces observations nous ont montré que les hypothèses, proposées par les divers auteurs, sont en contradiction avec le développement de l'appareil conducteur. Nous avons donc laissé de côté toutes ces hypothèses et interrogé les faits eux-mêmes, en considérant la constitution végétale dans son ensemble. Cela nous a conduit à des résultats que nous nous proposons de faire connaître en publiant le présent travail.

Nous rappelons d'abord que la véritable signification des différentes dispositions vasculaires a été méconnue par toutes les théories : soit qu'elles prennent ces dispositions différentes pour autant de types fondamentaux de structure ; soit qu'elles greffent la disposition vasculaire la plus primitive sur la disposition vasculaire la plus récente, en expliquant le raccordement de la racine à la tige.

Nous commençons ensuite notre étude et exposons le développement de l'œuf d'une Cryptogame, de façon à suivre, dans l'ordre de leur apparition, les différentes parties auxquelles cet œuf donne naissance. Nous assistons, de cette manière, à la formation d'une première plantule élémentaire. Peu après, nous voyons se former une deuxième plantule élémentaire, puis une troisième, suivie d'une quatrième ; et ainsi

de suite, jusqu'à la fin du développement. Ces plantules sont unies l'une à l'autre et la portion commune résultant de leur union correspond à la partie de la plante qu'on appelle ordinairement la tige. Nous comprendrons dès lors pourquoi cette tige acquiert une structure de plus en plus complexe, à mesure que le développement de la plante se poursuit davantage.

Étudiant alors l'œuf des Phanérogames, nous nous assurons qu'il donne également naissance à des plantules élémentaires, à l'aide desquelles s'édifie graduellement la plante qui lui correspond.

Enfin, nous établissons que, dans les végétaux ainsi développés, l'appareil vasculaire est constitué lui-même par la formation répétée de systèmes vasculaires élémentaires, correspondant chacun à l'une des différentes plantules, et nous formulons cette conclusion.

Les végétaux à racine sont formés de plantules élémentaires et leur constitution présente l'unité de plan morphologique, ainsi que l'unité de plan structural.

I

LES DIVERSES THÉORIES EN PRÉSENCE

Il y a, dans les plantes, des parties différentes qui sont depuis fort longtemps désignées par les noms de tige, racine, feuille, fleur et fruit. Primitivement, on attribua une nature tout à fait spéciale à chacune de ces parties, mais, quand on vit la fleur se transformer graduellement en fruit, on rattacha étroitement le fruit à la fleur.

Plus tard, on démontra que les diverses pièces de la fleur doivent être considérées elles-mêmes comme des feuilles ayant subi une transformation particulière et l'on put rattacher aussi la fleur à la feuille.

Enfin, de nombreux auteurs contemporains ont vu dans la tige une formation d'origine foliaire, de sorte que la tige doit être également rattachée à la feuille ; tandis que d'autres, allant plus loin encore, rattachent non seulement la tige à la feuille, mais lui rattachent aussi la racine.

D'après cela, nous allons grouper de façon méthodique les différentes théories, en distinguant : 1° les *théories caulinaires* ; 2° les *théories foliaires* ; 3° les *théories phytonaires*.

Les théories *caulinaires* attribuent à la tige une origine primordiale et une individualité complète.

Les théories *foliaires* attribuent à la feuille une prépondérance plus ou moins grande dans la formation de la tige.

Les théories *phytonaires* attribuent à la tige et à la racine une origine commune résultant de la fusion de parties élémentaires appelées *phytons*.

A. — THÉORIES CAULINAIRES

Les anciens morphologistes qui admettaient l'individualité complète de la tige caractérisaient brièvement les trois parties fondamentales de la plante par les définitions suivantes :

La *tige* est un axe pourvu d'appendices.

La *racine* est un axe dépourvu d'appendices.

La *feuille* est un appendice.

Dans la suite, ces définitions se montrèrent insuffisantes. En effet, on rencontra des tiges dont les unes ressemblent beaucoup à des racines ; tandis que les autres ressemblent complètement à des feuilles.

Si l'on voulait déterminer à coup sûr et dans tous les cas la véritable nature de l'unité en présence, il fallait donc trouver de nouveaux caractères. Ces nouveaux caractères furent cherchés dans la structure. Parmi les botanistes qui entrèrent dans cette voie, nous citerons Naegeli, Leitgeb, Hanstein, Russow, Vesque, mais il convient de signaler surtout Van Tieghem auquel on doit la première théorie basée uniquement sur l'anatomie ; théorie à laquelle

nous ajouterons la théorie de E. Bertrand et la théorie de Bower.

1. — Théorie de van Tieghem ou théorie de la stèle.

Van Tieghem s'efforça d'introduire les caractères internes dans les définitions des diverses parties de la plante en donnant à ces définitions la précision rigoureuse qui est en usage dans les sciences mathématiques. A la suite de ses observations, qu'il multiplia d'ailleurs durant sa vie entière, il proposa de distinguer les trois unités fondamentales par les définitions suivantes :

La *racine* est un membre à symétrie axile dont les faisceaux libériens et les faisceaux ligneux sont disposés en alternance régulière autour de l'axe.

La *tige* est un membre à symétrie axile dont les faisceaux libériens et les faisceaux ligneux sont superposés de façon à constituer des faisceaux libéro-ligneux disposés régulièrement autour de l'axe.

La *feuille* est un membre à symétrie bilatérale dont les faisceaux libéro-ligneux sont disposés symétriquement par rapport à un plan.

Il distingua ensuite, dans chacun de ces membres ainsi définis, trois parties : une partie périphérique ou *épiderme*, une partie intermédiaire ou *écorce* et une partie interne ou *stèle*. Quand il s'agit de la tige ou de la racine, la stèle est entière, tandis que la feuille offre seulement une portion de la stèle ou *méristèle*.

2. — Théorie de E. Bertrand ou théorie du divergeant.

Les définitions de Van Tieghem ne parurent pas assez

rigoureuses à Bertrand qui appliqua au faisceau lui-même une définition géométrique et distingua un faisceau *monocentre*, un faisceau *bicentre* et un faisceau *polycentre*. En outre, il admit l'existence d'un plus grand nombre d'unités fondamentales dont il donna les définitions suivantes :

Une *tige* est un axe dont tous les faisceaux sont monocentres.

Une *racine* est un axe qui ne présente qu'un seul faisceau polycentre.

Un *stipe* est un axe dont tous les faisceaux primaires sont bicentres.

Un *porte-racines* est un axe à un seul faisceau monocentre.

Une *feuille* est un appendice primaire de la tige dont les faisceaux sont monocentres ou des combinaisons plus ou moins compliquées de faisceaux monocentres et de lobes de faisceaux bicentres.

Une *fronde* est un appendice primaire de stipe dont les faisceaux résultent de combinaisons compliquées de lobes de faisceaux bicentres, plus rarement de faisceaux bicentres entiers.

Enfin, il décrivit sous le nom de *divergeant* une masse libéro-ligneuse comprenant d'une part un groupe de vaisseaux trachéens d'où partent deux lames ligneuses qui vont en s'écartant tangentiellement et d'autre part du liber qui tapisse les lames ligneuses sur les deux faces.

C'est à l'aide de ce divergeant qu'il put expliquer, en collaboration avec Cornaille, la structure la plus compliquée des Fougères (1).

(1) Bertrand E. et Cornaille F., *Travaux et mémoires de l'Université de Lille*, t. X, 1902.

3. — Théorie de F.-O. Bower ou théorie du strobile.

Avec Bower, il ne s'agit plus seulement de distinguer par les caractères anatomiques les différentes parties du végétal, il s'agit surtout d'établir l'origine primitive de la partie fondamentale et de montrer comment les autres parties en ont été dérivées successivement. D'après Bower, la plante était formée, au début, d'une seule partie qui avait la forme d'un axe conique. Cet axe primitif auquel il applique le nom de *strobile* était la première ébauche de la tige qui aurait par conséquent une origine directe et posséderait en outre une prépondérance complète. En effet, sous l'influence de conditions variées où la substitution du milieu terrestre au milieu aquatique joue un grand rôle, le strobile aurait subi des modifications successives qui auraient donné naissance aux diverses parties de la plante actuelle.

A l'appui de sa théorie, Bower cite un grand nombre de faits empruntés aux formes les plus primitives qui offraient une symétrie radiale d'où est dérivée la symétrie dorsi-ventrale. Il s'adresse surtout à l'appareil reproducteur, mais il fait également appel à la stèle, admet que la protostélie a précédé la polystélie, confirmant sur ce point l'opinion de Gwinne-Vaughan qu'il substitue à celle de Van Tieghem. Enfin, au sujet de l'appareil vasculaire, il a constaté que cet appareil est apparu en premier lieu dans la tige, et s'est complété plus tard par la formation des systèmes foliaires (1).

(1) Bower F.-O., The Origin of a Land Flora. *Macmillan and C° L^d^*. London, 1908.

a. — OBJECTIONS RELATIVES AUX THÉORIES CAULINAIRES

On opposa aux théories caulinaires un certain nombre d'exemples qui mettent en défaut, avec une évidence manifeste, les distinctions basées sur la symétrie. On signala notamment des tiges possédant une symétrie bilatérale et des appendices offrant, au contraire, une symétrie radiale. Cette opposition n'empêcha pas la théorie de Van Tieghem de devenir classique dans presque tous les pays.

Lorsque Naegeli découvrit la structure vasculaire de la racine, il l'opposa à la structure déjà connue de la tige, s'engageant ainsi dans une voie sans issue où le suivirent malheureusement Van Tieghem et Bertrand, entraînant après eux la plupart des anatomistes contemporains.

Ces auteurs furent amenés à définir les différents membres de la plante d'après leur structure, admettant ainsi que chaque membre est caractérisé par une disposition vasculaire qui lui est propre. Il en est résulté la consécration d'un principe qui a été accepté sans conteste depuis lors, bien qu'il soit dépourvu de toute valeur.

En effet, nous avons démontré que chaque disposition vasculaire caractéristique correspond non pas à un membre différent, mais à une phase différente de l'évolution vasculaire. Nous avons constaté, en outre, que la disposition vasculaire, attribuée en propre à la racine, se rencontre souvent dans la tige et souvent aussi dans la feuille. Enfin, nous avons fait voir que plusieurs phases

de l'évolution vasculaire peuvent être représentées dans un même membre et que ce membre, par suite, possède successivement plusieurs dispositions caractéristiques dont chacune est attribuée en propre à un membre différent (1).

Nous pourrions donc nous en tenir à ces objections de principe qui s'adressent à toutes les théories caulinaires ; mais, en raison de l'importance qui leur est encore accordée, il nous paraît nécessaire de présenter en outre quelques objections particulières à chacune d'elles.

La *théorie stélique* est basée essentiellement sur l'individualité qui a été accordée à la partie centrale des divers membres de la plante. D'après Van Tieghem, il se produit, en effet, dans le méristème terminal de tous ces membres, une séparation entre la partie centrale ou stèle et la partie intermédiaire ou écorce. L'assise la plus interne de l'écorce indique donc la limite de la stèle et, en raison de sa formation précoce, elle présente pour cette limitation une importance fondamentale qui lui a valu le nom spécial d'*endoderme*. Cet endoderme se distingue souvent en outre par des caractères particuliers tels que : cadres plissés, épaississements en forme de fer à cheval, présence de grains d'amidon, etc... Toutefois, ces caractères particuliers ne doivent pas, selon Van Tieghem, intervenir dans la définition de l'endoderme, parce qu'ils font défaut parfois et qu'on serait dès lors autorisé à en conclure que parfois l'endoderme lui-même n'est pas repré-

(1) Chauveaud Gustave, L'appareil conducteur des plantes vasculaires et les phases principales de son évolution. *Ann. des Sc. Nat. Bot.*, IX^e^ série, t. XIII.

senté. Ainsi, il y a des tiges et des feuilles où l'on ne peut observer aucun des caractères particuliers qui font reconnaître ordinairement l'assise dont nous parlons, et cependant on ne doit pas y mettre en doute l'existence de l'endoderme, puisqu'il existe toujours dans ces tiges et dans ces feuilles une assise interne de l'écorce.

Van Tieghem a donc donné à l'endoderme une signification générale et admet son existence, même dans les cas où elle ne peut être confirmée par aucune observation. Il l'admet en outre dans tous les cas où la différenciation d'une assise à cadres peut être observée. Il se trouve ainsi conduit à distinguer un type de structure différent chaque fois qu'une assise à cadres subérisés présente une disposition nouvelle.

Dans certaines tiges, plusieurs cordons vasculaires sont entourés chacun d'une assise à cadres, il en conclut que chaque cordon ainsi entouré représente une stèle, et il se voit obligé de distinguer une structure *polystélique*, par opposition à la structure habituelle de la tige qui sera dite *monostélique*. Quand certains des cordons vasculaires ne présentent pas une symétrie axile, il les dit *méristéliques*, et la tige qui possède à la fois des stèles et des méristèles est une tige *mésostélique*, etc.

Les différents types de structure ainsi établis par Van Tieghem se rencontrent non seulement chez des plantes peu éloignées, par le reste de leur organisation, mais ils peuvent être observés dans la même plante. Chez beaucoup de Fougères, par exemple, la tige est monostélique, dans le jeune âge, et polystélique à l'état adulte. Ailleurs, la tige est monostélique seulement dans les nœuds, tan-

dis qu'elle est polystélique dans les entre-nœuds. Cela pouvait déjà faire présager que ces différents types ne correspondent pas à des modifications profondes du système vasculaire, ainsi que le prouvera le mode de formation de la tige que nous étudierons ultérieurement.

Si l'on a accordé tout d'abord à ces types de structure une aussi grande importance, c'est parce qu'on croyait à l'individualité primordiale de la tige et par suite à une individualité correspondante de la stèle. On s'imposait donc l'obligation de conserver à la notion de l'individualité stélique son intégrité quand on tentait d'expliquer la formation de ces différents types et cela rendait la tâche singulièrement difficile. C'est aussi la même obligation qui fit toujours rattacher à une assise corticale primitivement unique les différents endodermes que l'on rencontrait dans la tige, quel que soit leur nombre et quelle que soit leur situation.

La notion de l'individualité stélique peut se justifier si l'on envisage seulement la racine. Dans cette partie de la plante, en effet, l'endoderme a une origine primitive et une signification ontogénique réelle, puisqu'il représente souvent l'assise interne du feuillet moyen ou cortical. Il est aisé de s'en assurer par l'examen du méristème terminal de la racine qui montre en général très distinctement la séparation de la stèle et de l'écorce.

Mais il en est autrement quand il s'agit de la tige ou de la feuille, parce que dans leur méristème terminal on ne peut constater aucune séparation distincte entre un feuillet intermédiaire et un feuillet interne, c'est-à-dire entre l'écorce et la stèle. A l'inverse des auteurs qui ont

décrit une séparation cortico-stélique dans la tige et dans la feuille, nous n'avons jamais réussi à prouver l'existence d'un véritable endoderme dans ces parties de la plante. Aussi, malgré les conclusions de J.-C. Schoute qui a consacré un volume à la défense de la théorie stélique (1), nous avons été amené à déclarer que l'endoderme décrit dans la tige et dans la feuille n'a pas la même valeur originelle que l'endoderme de la racine. Dans les cas où l'on signale un endoderme de tige ou de feuille très différencié, on peut s'assurer qu'il ne devient reconnaissable qu'à une époque relativement tardive du développement, c'est-à-dire quand il a acquis les caractères particuliers qui seuls lui ont valu cette dénomination spéciale.

Par exemple, Van Tieghem choisissait d'ordinaire la feuille des Pins et des Sapins pour montrer des exemples de feuille où l'endoderme est aussi bien différencié que dans une racine. Or, nous avons établi (2) qu'il n'existe dans cette feuille très jeune aucune délimitation entre une partie interne ou stélique et une partie intermédiaire ou corticale. C'est au milieu d'un tissu homogène (T, *fig.* 1), qu'on voit certaines cellules subir tardivement une modification graduelle dans leur forme et dans leur constitution, de façon à réaliser ensemble une assise qui offre finalement l'aspect caractéristique dit endodermique. Cette assise ne mérite donc pas le nom d'endoderme au même titre que l'endoderme de la racine, parce qu'elle

(1) Schoute J.-C., *Die Stelar-Theorie*. G. Fischer et P. Noordhoff, Groningen, 1903.

(2) Chauveaud Gustave, Origine secondaire du double faisceau foliaire des Sapins et des Pins. *Ann. des Sc. Nat.*, VIII^e^ série, t. XIX, 1904.

ne provient pas, comme ce dernier, d'une séparation primitive de la stèle et de l'écorce.

Nous avons fait la même constatation dans la tige, et, bien qu'il soit superflu, à notre avis, de faire intervenir la tige quand la feuille a été mise hors de cause, nous ajouterons cependant, à son sujet, cette remarque. Pour expliquer la présence de l'endoderme à la face interne des cordons vasculaires dans certaines tiges, Van Tieghem admet qu'il se produit là un pincement de l'assise endodermique, de telle sorte que le cordon vasculaire se trouve entouré, vers l'intérieur, dès sa sortie de la stèle, soit lors de son départ dans la feuille, soit lors de la fragmentation de la stèle en méristèles.

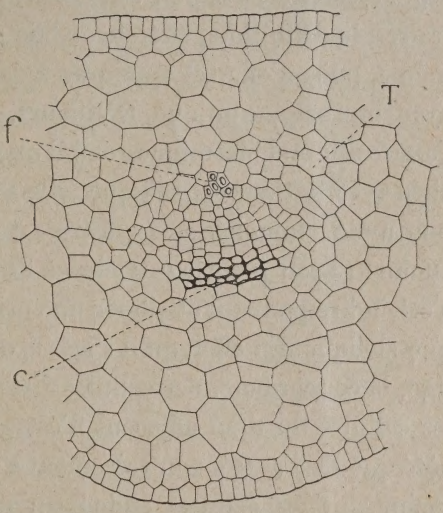

Fig. 1. — *Pinus Pinea*. Coupe transversale de la feuille en voie de développement ; *f*, *c*, faisceau conducteur entouré par un tissu homogène T, aux dépens duquel se différencie, plus tard, l'assise dite endodermique.

Or, quand on étudie le développement vasculaire, on ne constate jamais ni pincement, ni plissement de cette assise. Comme dans la feuille du Sapin, on voit certaines cellules se différencier tardivement au milieu du tissu homogène dont elles font partie et acquérir graduellement

les caractères dits endodermiques. Ces cellules demeurent en place au milieu du tissu qu'elles séparent finalement en deux parties auxquelles on assigne désormais une origine distincte, quand on décrit l'une comme corticale et l'autre comme stélique. Cette désignation en région stélique et région corticale est non seulement arbitraire, mais contraire à la définition générale établie par Van Tieghem lui-même, puisqu'elle est appliquée à deux parties d'un tissu ayant une origine unique. D'ailleurs, si la différenciation de l'assise dite endodermique a établi une séparation très tranchée avec le tissu dit stélique, elle a établi une séparation non moins tranchée avec le tissu dit cortical, et il n'y a aucune raison pour la rattacher à l'un plutôt qu'à l'autre, c'est-à-dire pour lui attribuer une origine corticale plutôt que stélique. En effet, qu'il s'agisse d'une feuille ou d'une tige, la concordance des cellules dites endodermiques avec les cellules du tissu adjacent n'est pas plus grande d'un côté que de l'autre, contrairement à ce qui a lieu dans la racine, où les cellules endodermiques concordent avec les cellules adjacentes de l'écorce, tandis qu'elles alternent avec les cellules adjacentes de la stèle.

Dans la feuille et dans la tige nous sommes donc en présence d'une différenciation tardive qui aboutit à la formation d'une assise spécialisée ; cette spécialisation paraissant avoir surtout pour but de constituer une gaine de protection aux éléments conducteurs. La différenciation endodermique est d'ailleurs si peu liée à l'origine primitive de l'assise ainsi spécialisée, qu'elle peut se produire sur une assise d'origine secondaire. Nous avons eu plusieurs fois l'occasion de constater qu'une partie

de l'assise endodermique, détruite par des lésions accidentelles, s'était reconstituée à l'aide de cellules nouvelles produites par des cloisonnements secondaires.

Nous allons maintenant envisager de façon spéciale la *théorie du divergeant*. D'après E. Bertrand, le divergeant a joué dans la structure des plantes un rôle considérable et certains auteurs semblent adopter cette opinion. Ainsi, Chodat a déclaré il y a une douzaine d'années que la notion du divergeant réalisait à ses yeux un progrès éclatant sur la notion de stèle.

Une telle appréciation peut en effet résulter d'un examen consacré aux Fougères. Dans ces plantes, l'évolution vasculaire très limitée ne dépasse guère la phase qui correspond à la formation du divergeant, aussi toutes les productions vasculaires restent comparables entre elles. Mais si l'on applique la notion du divergeant aux Phanérogames dans lesquelles l'évolution vasculaire est plus complète, on arrive à identifier des formations qui ne sont semblables qu'en apparence et correspondent à des phases différentes de l'évolution. C'est ainsi qu'on a identifié des formations vasculaires dont les unes sont d'origine primaire, tandis que les autres sont d'origine secondaire.

Nous verrons, plus tard, que la moitié du divergeant constitue une partie fondamentale de l'appareil conducteur. Cette partie présente une disposition tout à fait caractéristique qui correspond à une certaine phase de l'évolution. Elle se complète ensuite par une disposition inverse qui correspond à une autre phase. Or, l'on a identifié ces deux parties inverses. On a donc méconnu

leur signification véritable en confondant ces deux formations qui coexistent d'ailleurs dans un grand nombre de cas.

Les objections de principe déjà formulées s'appliquent également à la *théorie du strobile*, au moins en ce qui touche la confirmation qu'elle apporte à la théorie stélique, mais nous avons en outre une objection particulière à lui opposer. Elle invoque la formation de l'appareil conducteur en faveur de l'origine primordiale de la tige. Or, la formation de cet appareil a été l'objet spécial de nos recherches et son développement ontogénique témoigne, au contraire, en faveur de l'origine primordiale de la feuille. Ce fait sera mis en pleine évidence quand nous exposerons le mode de formation de la plante. On constatera alors que la tige, au lieu d'avoir une origine primitive et une valeur prépondérante, se montre subordonnée à la feuille d'une manière indiscutable.

B. — THÉORIES FOLIAIRES

Ces théories, en attribuant à la feuille une prépondérance plus ou moins complète, établissent la continuité entre la feuille et la tige, tandis qu'elles supposent un ajustement ultérieur de la racine. Nous rangerons dans ce groupe les théories de Delpino, de Celakowsky, de Potonié et de Lignier.

1. — *Théorie de Delpino ou théorie du phyllome.*

Delpino, discutant la valeur relative de la tige et des feuilles, est arrivé à conclure que les feuilles, au lieu d'être des appendices, sont des organes centraux et apicaux. Afin de prouver que ces organes peuvent constituer un axe par le fusionnement de leurs bases, il compare leur mode de formation à la construction mathématique d'un cylindre qu'on peut obtenir à l'aide d'un certain nombre d'éléments de forme sphérique. Le cylindre formé par la fusion des bases foliaires est pour Delpino un pseudo axe auquel il donne le nom de *phyllopode,* réservant à la feuille proprement dite le nom de *phyllome* (1).

Peu de temps après la publication du travail de Delpino, parut une note dans laquelle de Vries signalait des cas de dédoublement observés sur les bourgeons latéraux du *Castanea vesca.* Ces dédoublements intéressaient tantôt le phyllopode et tantôt le phyllome et de Vries y vit une confirmation de la théorie de Delpino qu'il s'empressa d'adopter.

2. — *Théorie de Celakowsky ou théorie de l'article.*

Vers la même époque, Celakowsky fit connaître une conception un peu différente. Il compare une tige feuillée à un système complexe formé par la réunion d'*articles* plus ou moins nombreux, suivant que les feuilles sont elles-mêmes plus ou moins rapprochées. Chacun de ces

(1) Delpino F., Teoria generale della fillotassia. *Atti della reale Universita di Genova,* vol. IV, parte II, 1883.

articles est composé, d'après lui, d'une feuille et d'une portion de tige qui correspond à cette feuille (1).

3. — *Théorie de Potonié ou théorie du péricaulome.*

Avec Potonié, on assiste à une reconstitution entièrement hypothétique basée sur l'examen comparé des formes végétales les plus simples et les plus anciennes. Cet auteur soutient que la tige et la feuille ont eu la même origine et proviennent l'une et l'autre des rameaux dichotomes d'un thalle primitif. Suivant les circonstances, certains de ces rameaux se sont développés plus fortement et sont devenus axiles, tandis que les autres, moins développés, se plaçaient latéralement et devenaient des feuilles. Ce processus conduit à la formation de la tige primitive qu'il distingue en l'appelant *urcaulome*.

Dans la suite, cette tige primitive a été revêtue par les bases des feuilles, et le revêtement ainsi constitué forme un manchon plus ou moins épais qui est le *péricaulome*. Ce péricaulome comprend non seulement l'écorce de Van Tieghem, mais encore la partie périphérique de la stèle qui contient la trace des faisceaux foliaires, de sorte que la partie centrale primitive (urcaulome) peut, dans certains cas, ne présenter aucun faisceau (2).

Potonié associe le nom de Hofmeister à sa théorie du péricaulome, en rappelant que cet auteur a insisté beaucoup sur le revêtement que forme la coalescence des

(1) Celakowsky L., Die Gliederung der Kaulom. *Bot. Zeit.*, 1901.

(2) Potonié H., *Ein Blick in die Geschichte der botanischen Morphologie und die Pericaulom-Theorie*. G. Fischer, Iena, 1903.

bases foliaires dans un certain nombre de plantes. Il fait une observation analogue en ce qui concerne Naegeli.

Hallier adopte la théorie de Potonié, tout en préférant voir dans les Hépatiques le départ du développement du système rameux dichotome (1).

En 1907, Tansley considère la Fougère comme la descendante d'une Algue archégoniée et ramifiée dichotomiquement. Il regarde la symétrie dorsiventrale comme primitive, contrairement à l'opinion de Bower. Il admet aussi que le type mégaphylle est le type primitif, tandis que le type microphylle a été produit ultérieurement, par la réduction progressive des feuilles (2).

4. — Théorie de Lignier ou théorie du mériphyte.

De son côté, Lignier est arrivé à une conclusion qui offre avec celle de Potonié une analogie assez grande. Les rameaux de la plante ancestrale, qui sont pour lui des *cauloïdes*, « se mirent les uns par rapport aux autres en état de subordination progressive de la base au sommet, du centre à la périphérie, et symétriquement par rapport à certains plans, cette transformation se produisant suivant une méthode fréquente dans le règne végétal, la méthode sympodiale. C'est ainsi que, par raison de statique, certains cauloïdes deviennent prédominants et axiaux par rapport à l'ensemble ou simplement par rapport à une partie de l'ensemble ; ils constituent le tronc

(1) Hallier, *Beiträge z. Morphologie d. Sporophylla u. d. Trophophylls* Hamburg, 1902.

(2) Tansley A.-C., The evolution of the Filicinean vascular system. *New Phytologist*, vol. VI, 1907.

et les rameaux (*tiges*), alors que les parties subordonnées prenaient l'aspect d'appendices symétriques, chacun par rapport à un plan unique (*feuilles*) ».

Il désigne sous le nom de *mériphyte* le système libéro-ligneux de la feuille et fait remarquer que, dans sa théorie du mériphyte, « la tige *est un axe cauloïde propre*, à développement originairement sympodial, et qui a été simplement accru, transformé grâce aux apports que lui fournissent les mériphytes (groupements de cauloïdes appendicularisés) successifs. En outre, dans la théorie du mériphyte, les rachis (ou pétioles, pétiolules et nervures) de divers ordres sont entre eux comme les pétioles sont aux tiges : ce sont encore, en principe, des cauloïdes provenant de dichotomies successives, et dont certains sont devenus prédominants suivant la méthode sympodiale. Ainsi donc, ce qui, à l'origine, distingue le pétiole de la tige, c'est uniquement la symétrie » (1).

b. — OBJECTIONS RELATIVES AUX THÉORIES FOLIAIRES

On a fait à ces théories des objections particulières. Par exemple, ainsi que l'a rappelé Lotsy (2), les éléments qui entrent dans la constitution du méristème initial de la tige sont, au début, non pas des sphères, mais des polyèdres ; par conséquent, l'hypothèse de Delpino qui exige des élé-

(1) Lignier O., *Bull. de la Soc. Linné de Normandie*, 1903 et 1904.
(2) Lotsy J.-P., *Vorträge uber Botanische Stammesgeschichte*, t. II, Iena, G. Fischer, 1909.

ments sphériques pour la construction du cylindre de la tige ne se trouve pas confirmée.

Nous nous proposons de présenter ici une objection qui puisse être opposée à toutes les théories foliaires. Or, ces théories expliquent diversement la formation de la tige, tandis qu'elles paraissent s'accorder pour attribuer à la racine une origine plus récente. Aussi, quand leur auteurs envisagent la plante entière, ils voient dans la racine une formation relativement nouvelle qui est ajustée à l'extrémité inférieure de la tige. Pour faire comprendre le mécanisme de cet ajustement, il a été imaginé un certain nombre de procédés à l'aide desquels se réaliserait soit le *raccord*, comme disent les uns, soit le *contact* ou la mise en contact comme disent les autres.

Dans tous les cas, il s'agit de mettre le système vasculaire de la racine en communication avec le système vasculaire de la tige ou de la feuille qui serait toujours préétabli. Cela suppose donc que la disposition vasculaire de la tige ou de la feuille correspond à un état antérieur à l'état représenté par la disposition vasculaire de la racine. Or, nous savons, d'après des observations déjà publiées, que cette supposition n'est pas fondée. Par conséquent, nous pouvons prévoir que les procédés de raccord ou de mise en contact seront en contradiction avec les faits.

Nous avons montré ailleurs (1) que la théorie du raccord était basée sur des observations inexactes ou incomplètes. Nous nous bornerons donc à mettre en évidence ici la contradiction que laisse subsister la mise

(1) Chauveaud Gustave, Les faits ontogéniques contredisent les hypothèses des Phytonistes. *Bull. Soc. bot. de France*, 4e série, t. XII, 1912.

en contact. Pour montrer sur le vif cette contradiction, nous examinerons les descriptions les plus autorisées qui nous ont été proposées en exemple dans plusieurs discussions.

La première de ces descriptions est empruntée à la monographie de l'Ortie (*Urtica dioica*) que l'on doit à Gravis, anatomiste jouissant parmi les contemporains d'une grande notoriété.

Cet auteur commence sa description, mais il ne prend pour point de départ, ni la base de la tige, ni son sommet. Il choisit un certain niveau assez éloigné de la base, sans donner la raison de ce choix en apparence arbitraire. Cette façon de débuter cause d'abord quelque surprise. On s'aperçoit ensuite que ce choix lui a été imposé par l'obligation de prendre pour point de départ la formation vasculaire qui représente à ses yeux l'état le plus primitif, c'est-à-dire la formation superposée. Or, à ce niveau, les faisceaux superposés se montrent bien représentés, tandis que, plus bas, ils sont encore peu développés. De ces faisceaux superposés qu'il appelle faisceaux d'insertion de la tige, il fait ensuite partir deux rameaux et les décrit sous le nom de faisceaux cotylédonaires.

Afin de voir que son interprétation a été influencée par une opinion préconçue, il faut suivre pas à pas la description de Gravis en la comparant à la marche du développement vasculaire dans la plante elle-même. Tout d'abord, on constate que l'auteur a examiné des plantules trop âgées, puisque leurs faisceaux superposés sont déjà bien développés. En effet, durant le très jeune âge, il n'existe, dans l'hypocotyle de ces plantules, que deux

faisceaux vasculaires (*f, f, fig.* 2) qui sont alternes et appartiennent à la formation vasculaire primitive. Cette formation primitive représentée dans la racine de toutes les plantes est continuée, dans le cas de l'Ortie, jusque dans les cotylédons, à travers toute la hauteur de l'hypocotyle, de sorte que les deux faisceaux cotylédonaires sont réellement la continuation directe des deux faisceaux de la racine. Ils *précèdent*, par conséquent, les soi-disant faisceaux d'insertion de la tige, au lieu de *provenir* de ces derniers, car il n'y a pas encore trace des faisceaux superposés, ainsi qu'on peut le vérifier sur l'une quelconque des coupes transversales de l'hypocotyle (*fig.* 2).

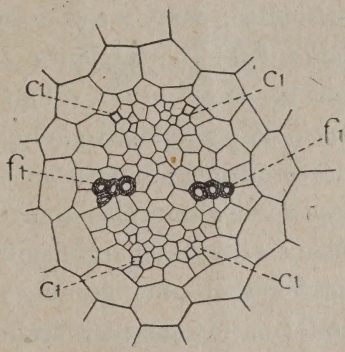

Fig. 2. — *Urtica dioica.* Partie centrale d'une coupe transversale de l'hypocotyle faite au voisinage du sommet ; f_1, faisceau vasculaire centripète en alternance avec deux demi-faisceaux criblés c_1, c_1.

Pour être convaincu plus complètement encore, il convient de réfléchir sur ce que dit Gravis lui-même. « La mise en rapport s'opère sur un espace très court, de sorte qu'il semble que les trachées du faisceau cotylédonaire ne sont que la continuation des trachées des faisceaux bicentres.

« Cette apparence même pourrait faire croire à la sortie dans les cotylédons des éléments vasculaires de la racine. Il n'en est rien cependant, car, dans quelques axes hypocotyles plus vigoureux que les autres, j'ai pu constater que les faisceaux cotylédonaires sont bien les branches

latérales d'une première trifurcation des faisceaux d'insertion (1). »

Ainsi, pour se conformer à l'opinion régnante, Gravis regarde la formation vasculaire superposée de la tige comme la formation primitive, et il en fait provenir les faisceaux cotylédonaires. Mais, en présence des faits, la continuité vasculaire alterne, réalisée par la véritable formation primitive, lui paraît tellement s'imposer, qu'il est obligé, pour la repousser, de recourir à une constatation faite sur quelques exemplaires « plus vigoureux que les autres ». Or, si l'on veut bien remarquer que ces exemplaires « plus vigoureux » possèdent en réalité un développement plus avancé que les autres, c'est-à-dire une accélération plus grande, on comprendra enfin combien est illusoire l'argumentation de Gravis, puisque cette accélération plus grande a précisément pour résultat immédiat de masquer davantage l'état primitif.

La description d'une plantule de Monocotylédone nous fournira un autre exemple non moins convaincant. Cette description empruntée au même auteur se trouve dans la célèbre monographie du *Tradescantia virginica* publiée par l'Académie royale de Belgique (2). Gravis distingue, dans l'hypocotyle du *Tradescantia*, trois régions : la base, l'entre-nœud et le sommet ou nœud d'insertion du cotylédon. Ayant constaté la même structure dans toute la longueur de l'entre-nœud, il en décrit le développement

(1) Gravis A., *Recherches anatomiques sur les organes végétatifs de l'Urtica dioica*, Bruxelles, 1885.

(2) Gravis A., Recherches anatomiques et physiologiques sur le Tradescantia virginica L. Extrait du tome LVII des *Mémoires* publiés par l'Académie royale de Belgique. Bruxelles, 1898.

histologique à un seul niveau qui est le milieu de l'hypocotyle.

A ce niveau, au troisième stade du développement, apparaissent trois pôles libériens et deux pôles ligneux centripètes (*fig.* 3) ; plus tard, trois pôles ligneux centrifuges (L, L, M, *fig.* 4) se montrent en face des trois pôles libériens avec lesquels ils forment trois faisceaux libéroligneux, de sorte que « le cylindre central se compose de deux pôles ligneux centripètes et de trois faisceaux libéro-ligneux ».

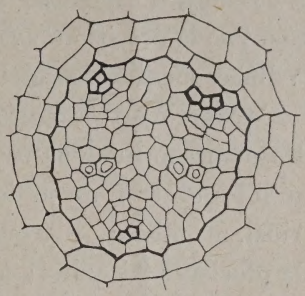

Fig. 3. — *Tradescantia virginica*. Partie centrale d'une coupe transversale de l'hypocotyle faite en son milieu (d'après Gravis).

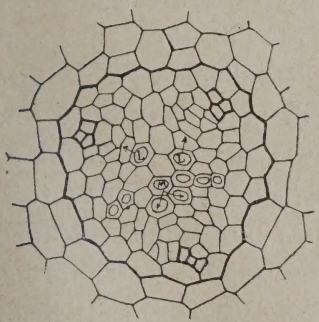

Fig. 4. — *T. virginica*. La coupe précédente a un stade plus avancé ; L, L, M, pôles ligneux centrifuges formant avec les pôles libériens trois faisceaux libéro-ligneux (d'après Gravis).

A la base de l'hypocotyle, au troisième stade, « la structure de la racine principale est complètement différenciée : elle consiste en un faisceau à trois pôles ligneux et trois pôles libériens. Plus tard, les trois faisceaux centrifuges alternent avec des pôles centripètes et sont en contact avec eux ; en d'autres termes, tous les éléments ligneux se touchent comme dans la figure représentant le milieu de l'entre-nœud ».

Cette description est en effet accompagnée de figures, et ces figures exécutées avec le plus grand soin témoignent de la précision avec laquelle cet auteur a observé la différenciation successive des éléments conducteurs.

En examinant ces figures, on constate que Gravis a donné des mêmes formations une interprétation différente suivant qu'il les observe au milieu ou à la base de l'hypocotyle. Ainsi, au milieu, il trouve un cylindre central composé de plusieurs faisceaux ; à la base, il trouve un seul faisceau à plusieurs pôles.

Pour justifier cette différence, il est obligé de faire abstraction d'abord des trois faisceaux libériens. C'est seulement quand l'évolution vasculaire est complétée par de nouveaux vaisseaux, différenciés de part et d'autre des premiers, qu'il rattache ces vaisseaux centrifuges récemment différenciés aux faisceaux libériens pour constituer avec eux des faisceaux libéro-ligneux (*fig.* 4). De cette manière, il obtient des faisceaux de feuille à côté des pôles centripètes qui représentent des faisceaux de racine et il croit légitime de dire : « Le développement histologique de l'hypocotyle et sa structure définitive démontrent donc que le cylindre central résulte du rapprochement de trois faisceaux unipolaires à développement ligneux centrifuge et de deux pôles ligneux centripètes. »

Il serait intéressant de savoir comment on peut expliquer « le rapprochement » de ces deux sortes de faisceaux, mais Gravis ne fournit à cet égard aucun renseignement.

Il n'est pas beaucoup plus explicite à propos du sommet de l'hypocotyle, car voilà tout ce qu'il en dit : « Dans

les plantules jeunes, on constate facilement que les trachées des deux pôles ligneux centripètes s'arrêtent au sommet de l'hypocotyle, au niveau où apparaissent deux faisceaux unipolaires destinés à sortir dans le cotylédon. Dès leur origine, les faisceaux cotylédonaires sont en contact avec les pôles ligneux centripètes de l'hypocotyle. »

Ces diverses constatations paraissent à l'auteur si peu probantes qu'il n'en fait découler immédiatement aucune conclusion et passe au chapitre suivant consacré à l'historique de l'hypocotyle.

Dans ce chapitre, il critique l'interprétation générale donnée à la structure de l'hypocotyle par Gérard et par Van Tieghem. Il déclare que « les termes *passage* et *torsion* ne sont que des expressions figurées. En réalité, les éléments ligneux de la racine ne pénètrent pas dans la tige et ne se tordent pas. Ils se terminent vers le haut, comme les éléments de la tige se terminent vers le bas ; de plus il y a contact entre les premiers et les seconds sur une étendue variable. C'est cette *substitution* et ce *contact* qui a donné l'illusion d'un *passage* et d'une *torsion* ». Il rappelle ensuite les résultats de ses recherches sur l'*Urtica dioica*, puis signale d'autres résultats obtenus par différents auteurs, et c'est seulement alors qu'il conclut ainsi :

« Ces généralités nous permettent de mieux saisir l'organisation du *Tradescantia*. Il y a lieu de distinguer dans l'hypocotyle de cette plante un double contact ligneux :

« 1° Le contact des trachées des deux faisceaux cotylédonaires avec celles des deux pôles centripètes de la racine ; ce contact s'établit de bonne heure et dans le haut

de l'hypocotyle, c'est-à-dire dans le nœud cotylédonaire même.

« 2° Le contact des trachées des trois faisceaux de la feuille 1 (ou faisceaux libéro-ligneux) avec celles des trois pôles centripètes de la racine ; ce contact s'établit plus tard et dans le bas de l'hypocotyle. »

La critique adressée par Gravis à ses devanciers est méritée. En effet, « les éléments ligneux de la racine ne pénètrent pas dans la tige et ne se tordent pas ». Aussi, l'on ne pourrait que la confirmer si elle était formulée isolément, mais, en raison de la description dont elle est précédée et des conclusions qui lui font suite, on ne peut s'y associer sans faire les réserves suivantes.

Quand Gravis déclare que les vaisseaux centripètes de la racine ne pénètrent pas dans la tige, on pourrait croire qu'il contredit sur ce point l'opinion de Gérard et de Van Tieghem. Or, il va dans l'erreur aussi loin que peut y être allé Van Tieghem lui-même, puisqu'il fait pénétrer ces vaisseaux dans l'hypocotyle et les fait arriver jusque dans le nœud cotylédonaire où il établit leur contact avec les faisceaux du cotylédon. Nous trouvons là une preuve nouvelle de l'influence fâcheuse déjà signalée.

Gravis s'est trouvé en présence d'un hypocotyle dans lequel les pôles libériens et les pôles ligneux se différencient comme dans une racine. Il ne pouvait pas attribuer à cet hypocotyle un faisceau à plusieurs pôles parce que, d'après les définitions en usage, un tel faisceau est caractéristique de la racine. D'autre part, les pôles centripètes précèdent si nettement les pôles centrifuges qu'on ne pouvait pas attribuer ces derniers à la tige sans admettre

en même temps que la formation centripète de la racine précède la formation centrifuge de la tige, ce qui aurait constitué une autre affirmation également contraire à la théorie admise. Il a donc attribué les deux pôles centripètes à la racine et les trois faisceaux centrifuges à la première feuille.

De cette manière, il reste en accord avec la théorie, puisque les pôles centripètes sont précédés par les faisceaux centrifuges du cotylédon, ainsi qu'il prend soin de le faire remarquer en disant « les faisceaux cotylédonaires sont différenciés avant qu'on puisse distinguer les premiers vaisseaux dans l'hypocotyle ou dans la racine. »

Or, cet accord avec la théorie est seulement une apparence. En effet, d'après l'interprétation de Gravis, l'hypocotyle ne possède en propre aucune formation vasculaire, et les faisceaux qui le traversent appartiennent les uns à la racine, les autres à la première feuille. Il ne possède donc ni faisceau propre, ni faisceau de la tige, ni faisceau du cotylédon. Il aurait alors une constitution en désaccord non seulement avec les théories foliaires et phytonaires, mais encore avec les théories caulinaires, et l'on se demande comment on peut expliquer la provenance d'un hypocotyle qui ne représente ni la base de la tige, ni la base du cotylédon.

En réalité, l'hypocotyle du *Tradescantia virginica* possède trois faisceaux libériens en continuité directe avec les trois faisceaux libériens de la racine. Il possède, en outre, deux faisceaux ligneux en continuité directe avec deux des faisceaux ligneux de la racine et continués directement dans le cotylédon. Telle est la répartition exacte

des faisceaux ligneux dans les différentes parties de la plantule, répartition qui assure une continuité vasculaire depuis l'extrémité de la racine jusqu'au sommet du cotylédon.

Voyons maintenant comment s'accomplit l'évolution de chaque faisceau ligneux. Dans la racine, l'évolution vasculaire ne dépasse guère la phase centripète ou alterne et elle s'effectue très lentement. Dans l'hypocotyle, l'évolution se poursuit au delà de la phase centripète et elle s'accomplit d'autant plus rapidement qu'on s'éloigne davantage de la racine, offrant par conséquent une accélération basifuge. Cette accélération basifuge dont nous avons cité de nombreux exemples au cours de nos recherches se manifeste : 1° par l'apparition hâtive des vaisseaux nouveaux ; 2° par la suppression concomitante des vaisseaux anciens.

Ainsi, la différenciation vasculaire centripète n'est pas achevée dans la racine et l'on voit déjà, dans l'hypocotyle, des vaisseaux centrifuges différenciés (M, L, L, *fig.* 4) de part et d'autre des derniers vaisseaux centripètes.

Dans le cotylédon, l'accélération est plus grande encore, aussi les vaisseaux alternes sont supprimés et ce sont les vaisseaux centrifuges qui apparaissent en premier lieu. L'accélération est telle que ces vaisseaux centrifuges sont différenciés avant les premiers vaisseaux centripètes de l'hypocotyle. Cela explique pourquoi Gravis a pu voir les vaisseaux cotylédonaires précéder les vaisseaux de l'hypocotyle et comment son interprétation, par suite, en a été faussée davantage.

L'ajustement de la racine à la tige, admis par les théo-

ries foliaires, aboutit donc forcément à une contradiction, ainsi que le montre suffisamment l'examen des descriptions que nous venons de présenter. Ces descriptions avaient cependant pour base des observations d'une exactitude remarquable, et pour cette raison elles nous paraissent offrir un grand intérêt, tant au point de vue spécial de notre étude, qu'au point de vue général de l'histoire des sciences à laquelle elles fournissent un document qui peut être ainsi résumé. Un auteur mis en présence de faits décisifs : une première fois, chez l'*Urtica dioica,* une deuxième fois, chez le *Tradescantia virginica,* observe ces faits avec une exactitude attestée par les dessins de ses mémoires, mais l'influence des théories imposées par son éducation scientifique est telle qu'elle maintient les descriptions de ces faits dans une concordance, au moins apparente, avec les théories (1).

(1) Depuis que le présent mémoire a été rédigé, une lettre de M. A. Gravis nous a annoncé qu'il avait repris l'étude de l'hypocotyle et qu'il venait d'exposer les résultats de cette étude au Congrès de Strasbourg. A sa lettre était jointe une note récemment publiée (*) dans laquelle Gravis pose toujours en principe que la tige et la racine possèdent des structures fondamentalement différentes. Seulement, il ne les relie plus directement l'une à l'autre par *contact,* mais indirectement à l'aide d'une *jonction* constituée par des groupements spéciaux désignés sous le nom de *triades.* Chaque triade « est composée essentiellement d'un groupe de trachées centripètes comprises entre les deux moitiés d'un faisceau libéro-ligneux à bois centrifuge » ; et « les faisceaux qui entrent dans la constitution des triades, ou faisceaux triadants, sont les faisceaux cotylédonaires, parfois aussi les faisceaux foliaires descendant des feuilles primordiales, plus rarement les faisceaux sympodiques (résultant de la réunion de faisceaux foliaires descendant des feuilles supérieures ».

Ces triades sont pour nous de vieilles connaissances sur lesquelles nous avons fourni des détails si précis et tant de fois contrôlés qu'il nous semblait impossible qu'on pût désormais les méconnaître. Quoi qu'il en soit, voyons

(*) Gravis A., Connexions anatomiques de la tige et de la racine. Acad. royale de Belgique, *Bulletin de la classe des Sciences,* n° 4, 1919.

C. — THÉORIES PHYTONAIRES

Pendant que des anatomistes tels que Van Tieghem et Bertrand se montrèrent surtout préoccupés de caractériser les différentes parties de la plante, afin de les opposer l'une à l'autre, d'autres observateurs s'efforcèrent, au contraire, à retrouver des caractères semblables dans ces différentes parties, afin de pouvoir leur attribuer une origine commune.

Parmi les noms de ces observateurs, le plus fameux et aussi le plus souvent cité est celui de Gœthe qui voyait dans des parties très dissemblables de simples métamorphoses de la feuille ou unité primitive. Mais on ne doit

comment la conception de Gravis s'accorde avec les faits, quand on l'applique à l'une des plantes ayant servi à son étude.

Dans le *Cucurbita,* par exemple, la tige entière ne possède que la formation vasculaire superposée ou centrifuge. Sa structure répond donc exactement au type fondamental. La racine ne possède également, dans sa base, que des vaisseaux centrifuges. Elle présente donc la même structure que la tige, mettant ainsi en défaut le principe fondamental de la conception nouvelle. Au-dessous de sa base, la racine possède en outre des vaisseaux centripètes qui se différencient d'ailleurs toujours avant les vaisseaux centrifuges.

C'est à ce niveau que Gravis place la jonction entre les deux structures et que nous devons nous trouver en présence des triades. Or, les faisceaux triadants sont, d'après leur définition, soit les faisceaux cotylédonaires, soit les faisceaux foliaires.

Nous devons donc admettre la présence de tels faisceaux dans la racine. Il nous faut par conséquent admettre que les tissus d'un membre pénètrent dans un membre différent. Nous préférons ne pas pousser plus loin cet examen, en faisant remarquer qu'il n'était pas nécessaire de recourir à une conception nouvelle pour expliquer la structure des plantes. En effet, le *Cucurbita,* pris pour exemple, possède un seul type vasculaire qui est représenté, dans la plus grande partie de la racine, par la formation centripète

pas oublier que la théorie la plus complète sur la continuité du végétal a été formulée en France par Gaudichaud.

C'est cet auteur qui a donné à l'unité primitive le nom de *Phyton*, d'où est venue la désignation de théories phytonaires appliquée depuis lors aux conceptions unitaires, et notamment à la théorie de Gaudichaud et à la théorie plus récente de Bonnier.

1. — *Théorie de Gaudichaud ou théorie du phyton.*

D'après Gaudichaud, un arbre, c'est la réunion d'un grand nombre d'unités ou phytons qui sont demeurés libres dans leur portion supérieure correspondant à chaque feuille, tandis qu'ils sont soudés ensemble dans la partie de leur longueur correspondant à la tige et à la racine.

Malheureusement, pour établir la continuité de son

suivie de la formation centrifuge ; mais, au voisinage de la tige, la formation centripète est supprimée, par suite d'une accélération du développement. L'accélération chez le *Cucurbita* est telle que la formation centripète est supprimée dès la base de la tige et même dans la base de la racine, de sorte qu'au-dessus la formation centrifuge seule se trouve représentée.

La structure de cette plante se comprend donc aisément et les modifications qu'elle présente, à différents niveaux, s'expliquent tout simplement par l'accélération. Cette accélération est d'ailleurs facile à constater. Elle se manifeste, en effet, non seulement par la suppression de la formation centripète et par l'apparition soudaine de la formation centrifuge, mais aussi par la production hâtive des cloisonnements secondaires qui commencent à se montrer en même temps que la différenciation ligneuse, tandis que, plus bas, dans la racine, ces cloisonnements ne se produisent que longtemps après la différenciation des premiers vaisseaux. Elle se manifeste enfin par la formation précoce de racines nouvelles dont les pointements caractéristiques sont déjà reconnaissables à la base de la racine primitive, alors que celle-ci n'a acquis qu'une longueur à peine appréciable. Que ces pointements caractéristiques soient considérés comme des ramifications de la radicule, ou comme des racines adventives, ou comme des racines correspondant à autant de phyllorhizes nouvelles, ils constituent, dans tous les cas, un témoignage évident d'un développement accéléré.

élément unique, Gaudichaud s'appuyait sur des descriptions anatomiques tellement en désaccord avec les faits que sa démonstration jeta sur la conception elle-même un discrédit profond. Aussi, pendant longtemps on n'osa guère, dans notre pays, soutenir la théorie du phyton.

C'est seulement un demi-siècle plus tard qu'il se trouva un auteur assez peu soucieux de ce désaccord pour déclarer « la notion du phyton si évidente, chez les Conifères, au point de vue morphologique, qu'il serait oiseux d'y insister » (1).

2. — Théorie de G. Bonnier ou théorie de la rotation.

Huit ans après cette déclaration, M. Bonnier entreprit à son tour de prouver la continuité du végétal et proposa une interprétation nouvelle pour remplacer la théorie des phytons. Il considère également la feuille comme point de départ, voit la base de cette feuille s'unir aux bases des autres feuilles et explique assez simplement la tige ; puis il essaie d'expliquer aussi la racine. Afin de réaliser la structure racine, les faisceaux ligneux centrifuges de la tige exécutent, dit-il, un mouvement de rotation et deviennent centripètes, ce qui a pour résultat essentiel de placer les premiers vaisseaux vers l'extérieur, c'est-à-dire au voisinage des poils absorbants.

(1) *Le Botaniste*, 1892, t. III, p. 197.

c. — OBJECTIONS RELATIVES AUX THÉORIES PHYTONAIRES

Quand les phytonistes font dériver de la feuille la tige et la racine, ils admettent, sans hésiter, que la structure de la feuille représente un état plus primitif que l'état représenté par la racine. D'autre part, en expliquant la structure de la racine par la rotation des faisceaux centrifuges de la tige, ils supposent que ces faisceaux centrifuges deviennent les faisceaux centripètes de la racine.

En faisant cela, ils admettent deux hypothèses contredites l'une et l'autre par l'ontogénie, ainsi que le montrent les conclusions que nous avons déjà fait connaître.

1° Chez les Phanérogames, l'état vasculaire le plus primitif se trouve représenté dans la racine ;

2° Les faisceaux centrifuges ne deviennent jamais des faisceaux centripètes. Ils constituent une formation distincte qui correspond à une phase différente de l'évolution vasculaire.

En effet, la coexistence de ces deux sortes de faisceaux peut être observée dans la tige très jeune des Phanérogames. Or, les faisceaux centripètes *précèdent* toujours les faisceaux centrifuges dans le développement de ces tiges. Par conséquent, ils ne proviennent pas de ces derniers, comme le décrivent les phytonistes.

Dans la tige, ainsi que dans la première feuille où ils peuvent également être observés, les faisceaux centripètes sont résorbés et disparaissent ; tandis que dans la racine ils persistent avec les faisceaux centrifuges.

Il y a donc, dans la racine, deux sortes de formations vasculaires : les centripètes et les centrifuges. Par conséquent, c'est poursuivre une tâche tout à fait irréalisable que de vouloir reconstituer les deux formations de la racine avec la seule formation vasculaire qui a subsisté dans la feuille ou dans la tige.

d. — L'OBSERVATION DIRECTE SUBSTITUÉE AUX HYPOTHÈSES

Après avoir constaté que, parmi toutes les théories proposées jusqu'à présent, aucune ne se montrait en concordance parfaite avec les faits observés, il nous a paru indispensable de revenir à l'ontogénie, afin de reconstituer exactement toutes les formations du végétal. C'est pourquoi nous avons substitué l'observation directe aux différentes hypothèses et essayé de suivre pas à pas l'édification des diverses parties du corps de la plante, en prenant l'œuf pour point de départ.

e. — DANS LES VÉGÉTAUX A RACINE, L'UNITÉ FONDAMENTALE EST LA PHYLLORHIZE

Des essais souvent répétés ont réussi à mettre en évidence l'unité fondamentale qui paraît avoir été commune à toutes les plantes vasculaires ou plantes à racine. C'est une plantule en miniature, dans laquelle on reconnaît aisément deux parties distinctes : l'une, dirigée en haut offrant la forme et la coloration d'une feuille ; l'autre

dirigée en bas ayant la forme et la coloration d'une racine. Nous donnons à la première le nom de *phylle*, à la seconde, le nom de *rhize*, et à la plantule entière le nom de *phyllorhize*.

La phyllorhize se reconnaît aisément dans certaines plantes qui ont un développement très peu accéléré et très peu condensé. Dans ces plantes, les unités fondamentales sont complètement distinctes l'une de l'autre, au début du développement, et, dans la suite, elles se montrent encore nettement reconnaissables.

Pour décrire complètement la phyllorhize et montrer son rôle dans la constitution de la plante, nous choisirons une Cryptogame aquatique, le *Ceratopteris thalictroides*, dont nous avons déjà signalé à l'Académie des sciences le mode de formation caractéristique (1).

(1) Chauveaud Gustave, La constitution et l'évolution morphologique du corps chez les plantes vasculaires. *Compt. Rend. Ac. des Sc.*, 1914, t. 158.

II

MORPHOLOGIE EXTERNE

Dans cette première partie de notre étude, nous envisagerons seulement la morphologie externe, afin de simplifier la description relative à la constitution de la plante. Après avoir achevé cette description au point de vue purement morphologique, en prenant des exemples dans les différents groupes, nous envisagerons la constitution au point de vue de la structure.

1. — Une Cryptogame aquatique est constituée par la formation de phyllorhizes successives.

Le massif qui provient de l'œuf du *Ceratopteris thalictroides* donne naissance à deux parties nettement différentes : la phylle (F_1, *fig.* 5), verte et dirigée en haut, ayant tout à fait l'aspect d'une feuille ; la rhize (R_1, *fig.* 5) blanche et dirigée en bas, ayant tout à fait l'aspect d'une racine. Ces deux parties représentent l'unité fondamentale à laquelle nous avons donné le nom de phyllorhize. Cette phyllorhize peut d'ailleurs se suffire à elle-même désormais et se montre souvent séparée du prothalle qui lui a fourni sa première alimentation. Elle possède, en effet, les parties essentielles dans la consti-

tution du végétal et mérite bien d'être considérée comme unité fondamentale, ainsi que la suite du développement va le prouver.

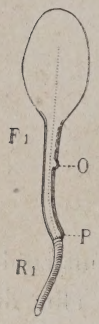

Fig. 5. — *Ceratopteris thalictroides.* Premier stade du développement montrant la première phyllorhize avec sa partie phyllaire ou phylle F_1 et sa partie radiculaire ou rhize R_1; O, massif initial; P, point par lequel la phyllorhize était fixée au prothalle.

A la fin du premier stade, le massif initial se montre sous la forme d'un mamelon saillant (O, *fig.* 5) situé à la face interne de la phylle, à une certaine hauteur, où il a été soulevé par un fort allongement de sa base. Cela permet de distinguer dans la phylle deux parties : une partie basilaire limitée vers le haut par le niveau d'insertion du massif initial ; et une partie terminale située au-dessus de ce niveau. La partie basilaire correspond à ce qu'on désigne sous le nom de tige ; mais, pour éviter toute confusion, nous lui donnons le nom de *caule* ; la partie terminale correspond à la feuille et nous lui appliquons ce même nom de feuille sans inconvénient.

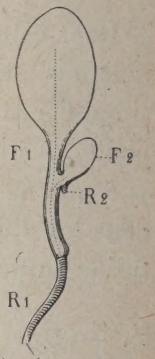

Fig. 6. — *C. thalictroides.* Début du deuxième stade montrant la deuxième phyllorhize en voie de développement avec sa phylle F_2 et sa rhize R_2.

Au deuxième stade, le mamelon initial donne naissance à une nouvelle phylle (F_2, *fig.* 6) peu différente de la première et à une nouvelle rhize (R_2, *fig.* 6). Ces deux parties situées dans le prolongement l'une de l'autre constituent ensemble la deuxième phyllorhize.

A la fin du deuxième stade, le massif initial (O, *fig.* 7) se trouve placé, par rapport à la deuxième phylle, comme il était placé précédemment par rapport à la première, ayant été soulevé notablement par la base de cette deuxième phylle. Cela permet encore de distinguer dans cette phylle : une partie basilaire ou caule limitée vers

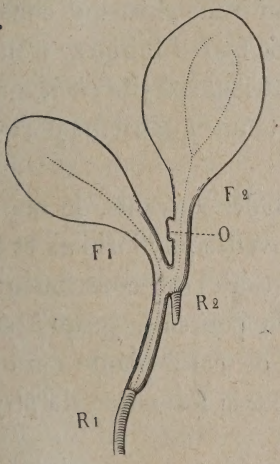

Fig. 7. — *C. thalictroides*. Fin du deuxième stade montrant la deuxième phyllorhize bien développée ; O, massif initial.

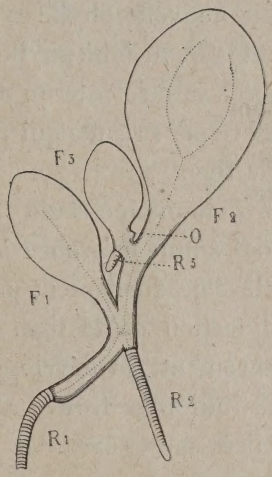

Fig. 8. — *C. thalictroides*. Troisième stade montrant la troisième phyllorhize en voie de développement avec sa phylle F_3 et sa rhize R_3 ; O, massif initial.

le haut par le niveau d'insertion du massif initial et une partie terminale ou feuille située au-dessus de ce niveau. La caule, comme précédemment, correspond à la tige et représente la deuxième portion de cette tige, tandis que la feuille représente la deuxième feuille.

Au troisième stade, le massif initial donne naissance à

une nouvelle phylle (F_3, *fig.* 8) et à une nouvelle rhize (R_3, *fig.* 8) qui ensemble constituent la troisième phyllorhize. Le massif initial (O, *fig.* 8) se trouve maintenant à la face interne de la nouvelle phylle où il a été légèrement soulevé par sa base ou caule qui représente une nouvelle portion de la tige.

Au quatrième stade, le massif initial donne naissance à une nouvelle phylle et à une nouvelle rhize qui constituent la quatrième phyllorhize. Le massif initial se trouve placé à la face interne de la quatrième phylle où il a été soulevé par sa caule qui représente une quatrième portion de la tige.

Au cinquième stade et aux stades suivants, le massif initial donne naissance à de nouvelles phyllorhizes et est soulevé graduellement par leurs caules qui contribuent à l'édification de la tige. Ainsi se poursuit, jusqu'à son achèvement, le développement de cette plante dont la constitution se trouve réalisée par la formation de phyllorhizes successives.

2. — *Causes modifiant graduellement la formation typique primitive.*

Le développement que nous venons d'esquisser ne s'accomplit pas avec la même uniformité jusqu'à son dernier stade.

1° Il se produit un accroissement progressif de la taille et de la différenciation des phyllorhizes successives. Cet accroissement peu notable pour la partie rhizaire se manifeste de façon très évidente dans la partie phyllaire. En

examinant la plantule, on constate que la quatrième feuille possède déjà une taille beaucoup plus grande et une forme beaucoup plus différenciée que la première. Cette double progression aboutit à la production des feuilles fertiles qui présentent avec les feuilles du début des différences considérables.

2° La formation des phyllorhizes subit une accélération à mesure que le développement se poursuit. Ainsi, la première phyllorhize atteint sa taille presque complète avant que la deuxième apparaisse ; celle-ci est loin d'avoir achevé sa croissance quand apparaît la troisième ; la quatrième se montre plus tôt encore par rapport à la troisième, etc. On peut traduire brièvement cette accélération en disant : La distance qui sépare, dans le temps, deux phyllorhizes successives décroît progressivement durant la première période du développement.

3° Il se produit en outre une condensation qui se manifeste par un rapprochement graduel des phyllorhizes. Ainsi, le niveau d'insertion de la deuxième phyllorhize est relativement élevé au-dessus du niveau d'insertion de la première ; cette différence de niveau est relativement moindre entre la troisième et la deuxième, moindre encore entre la quatrième et la troisième, etc. On peut traduire de même cette condensation en disant : La distance qui sépare, dans l'espace, deux phyllorhizes successives décroît progressivement durant la première période du développement.

Ces diverses causes produisent des *modifications progressives* qui changent complètement l'aspect primitif de la plante.

3. — Sous l'influence de l'accélération et de la condensation du développement, le massif initial devenu bourgeon latéral se transforme graduellement et devient le bourgeon terminal.

Au début, la plante est représentée par un corps de forme arrondie que nous avons appelé le massif primitif ou initial. Quand la première phyllorhize a acquis un certain développement, la portion du massif initial qui n'est pas entrée dans la constitution de cette phyllorhize a été soulevée par la base phyllaire et se présente maintenant à la face interne de la feuille nouvelle, comme un petit mamelon saillant à sa surface. En raison de sa petitesse et de sa situation par rapport à cette première feuille, ce mamelon offre l'aspect d'un bourgeon latéral qui appartiendrait en propre à la phyllorhize.

Ensuite, il produit une deuxième phyllorhize du côté opposé à la première. Quand cette deuxième phyllorhize a acquis un certain développement, la portion du bourgeon latéral qui n'est pas entrée dans sa constitution a été soulevée par la deuxième base phyllaire et se présente maintenant à la face interne de la deuxième feuille, comme un petit mamelon saillant à sa surface. Ce mamelon offre encore l'aspect d'un bourgeon latéral qui appartiendrait en propre à la phyllorhize nouvelle.

Plus tard, le mamelon initial produit, dans le même temps, plusieurs phyllorhizes qui apparaissent à des époques plus rapprochées et à des niveaux moins distants. Quand la première de ces phyllorhizes a acquis un certain développement, les autres ont leurs feuilles déjà bien for-

mées, de sorte que le mamelon soulevé par les diverses bases phyllaires paraît maintenant situé à la face interne de plusieurs feuilles à la fois et offre l'aspect d'un bourgeon qui appartiendrait en commun à ces différentes feuilles.

Enfin, quand l'accélération et la condensation se manifestent pleinement, le mamelon initial, qui a acquis lui-même un volume en rapport avec une production accélérée et condensée, donne naissance, dans le même temps, à un plus grand nombre de phyllorhizes qui apparaissent à des époques très rapprochées et à des niveaux très peu différents. Leurs caules s'accroissent en commun et soulèvent ensemble le mamelon initial, tandis que leurs sommets foliaires en se développant librement l'enveloppent complètement. Ce mamelon paraît placé maintenant au centre de nombreuses feuilles offrant divers degrés de développement et il présente l'aspect caractéristique d'un bourgeon terminal, aspect qu'il conserve désormais jusqu'à la fin du développement de la plante.

Le massif primitif se transforme donc de façon à présenter d'abord l'aspect d'un bourgeon latéral et à prendre ensuite graduellement la forme et la situation relative qui caractérisent un bourgeon terminal.

Ce bourgeon terminal représente en réalité ce que les auteurs appellent le sommet de la tige. En effet, au début, chaque base phyllaire ou caule acquiert son allongement presque complet avant qu'apparaisse la caule suivante et constitue une portion de la tige qui est formée d'une seule base phyllaire. Cette portion de la tige est d'ailleurs limitée par le bourgeon latéral puisque l'allongement de la caule produit le soulèvement de ce bour-

geon. Dans la suite, plusieurs caules naissant à des époques rapprochées et à des niveaux peu différents s'accroissent ensemble et constituent un prolongement de la tige qui est formé par plusieurs caules. Ce prolongement est encore limité par le bourgeon, puisque l'allongement de chaque caule produit le soulèvement de la portion du bourgeon qui lui correspond. Par conséquent, le bourgeon initial représente, dans tous les cas, le sommet de la tige et cette tige, à son tour, représente l'ensemble des caules.

4. — Causes modifiant brusquement la formation typique primitive.

En dehors des causes précédemment signalées dont l'action s'exerce d'une manière progressive, il en existe d'autres qui paraissent, au contraire, se manifester brusquement. Ces dernières se traduisent, en effet, soit par un arrêt du développement, soit par un avortement complet d'une partie de la phyllorhize qui est ordinairement la rhize. Plus rarement, c'est la feuille qui est ainsi frappée ; dans ce cas, la même phyllorhize semble pourvue de deux rhizes. Tantôt une phyllorhize incomplète est suivie d'une phyllorhize complète ; tantôt plusieurs phyllorhizes successives se montrent incomplètes et alors le mode de formation typique se trouve modifié au point de devenir méconnaissable.

Les modifications produites par ces variations brusques sont tellement fréquentes qu'on trouve rarement un exemplaire possédant plusieurs phyllorhizes successives dont la constitution soit absolument typique. C'est pour-

quoi il faut chercher avec insistance parmi de nombreuses plantules en voie de développement pour obtenir une série d'exemplaires susceptibles de représenter exactement les stades successifs que nous avons indiqués. Les modifications brusques se produisent en outre avec une irrégularité telle que, malgré leur fréquence, nous n'avons pu, au moins jusqu'à présent, leur appliquer aucune règle.

f. — LOI DE FORMATION DES PHYLLORHIZES

Laissons donc à part les modifications brusques et envisageons seulement les modifications progressives qui se produisent au cours de l'édification du *Ceratopteris*. Nous pourrons alors présenter le développement de la plante sous une forme synthétique, en faisant remarquer toutefois que la loi ainsi présentée doit être interprétée, non point avec une rigueur mathématique, mais avec la seule précision que comportent de pareils faits.

Durant les premiers stades du développement de la plante, la distance qui sépare, dans le temps et dans l'espace, deux phyllorhizes successives décroît, tandis que leur taille et leur différenciation vont au contraire en croissant, d'où résulte la fusion progressive des caules et la formation d'un ensemble, représentant la tige, qui paraît acquérir une individualité de plus en plus complète.

5. — *La formation des phyllorhizes est moins distincte dans la plupart des plantes.*

Chez la plupart des plantes, la formation des phyllo-

rhizes successives est difficile à mettre en évidence, soit parce qu'elle est masquée par une accélération et une condensation plus grandes, soit par suite de modifications accidentelles ou acquises. Toutefois, il est possible de la retrouver dans un certain nombre de cas, ainsi qu'en témoignent les exemples suivants qui appartiennent aux différents groupes du règne végétal.

6. — *Une Cryptogame terrestre est constituée par la formation de phyllorhizes successives.*

Le massif initial issu de l'œuf du *Polypodium vulgare* donne naissance à une phyllorhize formée également de deux parties bien distinctes : une phylle verte (F_1, *fig.* 9) dressée verticalement dans l'air ; une rhize brune (R_1, *fig.* 9) enfoncée dans le sol. Au point d'union de ces deux parties se trouve le pied ou suçoir (P, *fig.* 9) par lequel la phyllorhize est fixée au prothalle pendant un certain temps. Le massif initial (O, *fig.* 9) moins saillant que le pied a été soulevé au-dessus de ce dernier par la base phyllaire qui correspond comme précédemment à la première caule et représente le début de la tige.

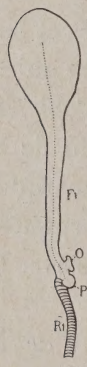

Fig. 9. — *Polypodium vulgare.* Premier stade montrant la première phyllorhize avec sa phylle F_1 et sa rhize R_1 ; P, pied ou suçoir par lequel la phyllorhize était fixée au prothalle ; O, massif initial.

Au deuxième stade, ce massif initial produit une phylle (F_2, *fig.* 10) et une rhize (R_2, *fig.* 10) qui forment ensemble la deuxième phyllorhize, peu différente de la première par la forme et par les dimensions de ses parties. Le mamelon initial (O, *fig.* 10) se trouve

maintenant situé à la face interne de la deuxième feuille où il a été soulevé par la deuxième caule qui représente le prolongement de la tige.

Au troisième stade, ce mamelon donne naissance à une autre phylle (F_3, *fig.* 11) et à une autre rhize (R_3, *fig.* 11) qui constituent ensemble la troisième phyllorhize. Le mamelon initial (O, *fig.* 11), devenu plus saillant, est maintenant situé, par rapport à la troisième feuille, comme il l'était précédemment par rapport à la deuxième, ayant été soulevé légèrement par la troisième caule qui représente un nouveau prolongement de la tige.

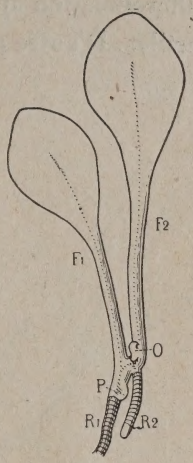

Fig. 10. — *P. vulgare.* Fin du deuxième stade montrant la deuxième phyllorhize bien développée ; F_2, sa phylle ; R_2, sa rhize ; O, massif initial.

Dans cette figure et dans les deux suivantes, la phyllorhize est détournée de sa position naturelle afin de mettre en évidence le massif initial caché à sa face interne.

Au quatrième stade, ce mamelon produit une nouvelle phylle (F_4, *fig.* 12) et une nouvelle rhize (R_4, *fig.* 12) qui forment ensemble la quatrième phyllorhize. La feuille nouvelle est nettement plurilobée et sa taille surpasse notablement celle de la première feuille, tandis que la nouvelle rhize offre sensiblement la même taille et le même aspect que les rhizes précédentes.

Au cinquième stade, le mamelon initial (O, *fig.* 12) qui a été soulevé par la quatrième caule produit une nouvelle phylle et une nouvelle rhize formant ensemble la cinquième phyllorhize et ainsi de suite.

Dans les phyllorhizes suivantes, la portion foliaire présente un accroissement graduel de sa taille et de sa différenciation qui aboutit à la production des feuilles fertiles. D'autre part, l'accélération et la condensation se manifestent de telle façon que, la fusion des caules successives s'accentuant de plus en plus, leur ensemble qui représente la tige s'épaissit et s'allonge graduellement.

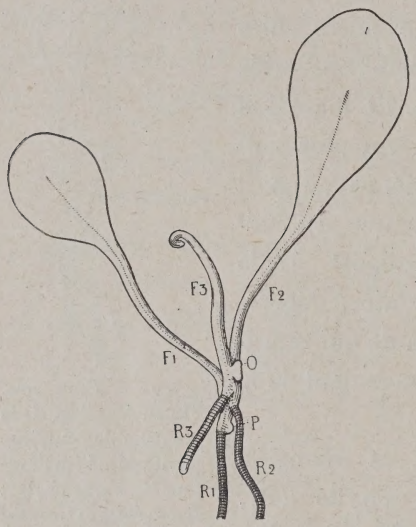

Fig. 11. — *P. vulgare*, Troisième stade montrant la troisième phyllorhize en voie de développement avec sa phylle F_3 et sa rhize R_3; O, massif initial.

En résumé, le *Polypodium vulgare* s'édifie aussi par la formation de phyllorhizes successives dont les premières apparaissent nettement distinctes l'une de l'autre, tandis que les suivantes montrent leurs bases phyllaires fusionnées à un degré de plus en plus élevé.

Nous devons répéter ici ce que nous avons dit, à propos du *Ceratopteris*, sur la fréquence de la suppression d'une portion de la phyllorhize et sur l'irrégularité qui se manifeste, par suite, dans le mode de formation de la plante. Il en résulte une certaine difficulté pour suivre le développement typique que nous venons d'indiquer et la

nécessité d'avoir en présence des plantules nombreuses pour trouver tous les exemplaires correspondant exactement aux stades successifs décrits.

Fig. 12. — *P. vulgare*. Quatrième stade montrant la quatrième phyllorhize en voie de développement avec sa phylle F_4 et sa rhize R_4; O, massif initial.

7. — *Une Monocotylédone aquatique est constituée par la formation de phyllorhizes successives.*

Parmi les Monocotylédones aquatiques, nous nous adressons à l'*Alisma Plantago* dont la première phyllorhize se montre nettement distincte. Le massif initial issu de l'œuf de cette plante produit une première phylle, non

plus aplatie en lame comme dans les exemples précédents, mais arrondie et effilée en forme d'alène, avec une rhize très grêle. La phylle (F_1, *fig.* 13) est verte, à l'exception de sa base ordinairement blanche, ainsi que la rhize (R_1, *fig.* 13). A son extrémité inférieure, la base phyllaire possède un épaississement en forme de bourrelet annulaire qui marque nettement la séparation de la phylle et de la rhize en accentuant davantage la différence de diamètre qui existe entre l'une et l'autre. La base phyllaire est très allongée. Elle représente toujours la première caule ou début de la tige, qu'on appelle ordinairement l'hypocotyle, parce que la première feuille des Phanérogames est, comme on sait, désignée spécialement sous le nom de cotylédon. La portion du massif initial qui a été soulevée par cette première base phyllaire se trouve, par suite, à une grande hauteur ; mais, contrairement à ce qui a lieu chez les Cryptogames, elle ne fait aucune saillie à la surface de la phylle et par conséquent se montre peu distincte.

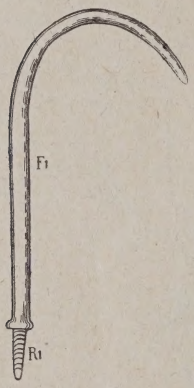

Fig. 13. — *Alisma Plantago*. Premier stade montrant la première phyllorhize avec sa phylle F_1 et sa rhize R_1.

C'est au début du deuxième stade seulement, qu'on voit une saillie se produire sous la poussée de la deuxième phyllorhize. Cette saillie se présente d'abord sous la forme d'une gaine qui livre passage à la deuxième phylle (F_2, *fig.* 14). Plus tard, se montre la deuxième rhize

(R_2, *fig.* 14) qui offre cette particularité de sortir du côté externe de la première phyllorhize, alors que la deuxième phylle se développe comme d'ordinaire du côté interne. Il en résulte que la deuxième phyllorhize se trouve disposée transversalement par rapport à la première, au lieu de lui être accolée à la façon habituelle. Le massif initial a été soulevé légèrement par la deuxième base phyllaire qui correspond comme toujours à la caule et subit un allongement très faible, représentant par conséquent un prolongement de la tige très court.

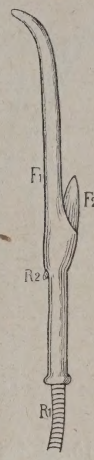

Fig. 14. — *A. Plantago*. Deuxième stade montrant le début du développement de la deuxième phyllorhize avec sa phylle F_2 et sa rhize R_2.

Au troisième stade, le mamelon initial produit une autre phylle (F_3, *fig.* 15) qui s'élève à la face interne de la deuxième et, plus tard, une rhize (R_3, *fig.* 15) qui sort de la première base phyllaire à sa face interne. Cette phylle et cette rhize constituent ensemble la troisième phyllorhize qui se trouve disposée transversalement, par rapport à la deuxième, comme cette deuxième est disposée par rapport à la première. Le mamelon initial a été soulevé faiblement par la troisième base phyllaire ou caule qui représente encore un allongement de la tige très peu marqué.

Aux stades suivants, une quatrième phyllorhize, puis une cinquième prennent naissance, de la même manière, en se disposant transversalement par rapport à chacune des précédentes, et ainsi de suite. A partir de la troi-

sième phyllorhize, la distance qui sépare dans le temps et surtout dans l'espace les phyllorhizes successives décroît beaucoup, aussi les caules correspondantes s'allongent très peu, de sorte que la tige résultant de leur union s'accroît surtout en épaisseur. Les feuilles présentent des modifications graduelles qui aboutissent finalement à la production des feuilles fertiles, après avoir montré un développement exagéré de leurs caules. On observe aussi des modifications brusques qui se manifestent tantôt sur la partie phyllaire, tantôt sur la partie rhizaire et rendent la formation typique méconnaissable dans la plupart des cas.

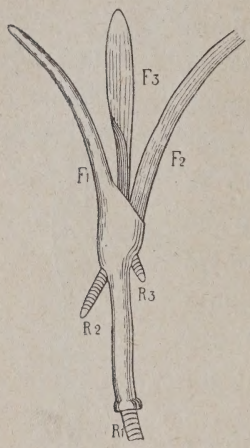

Fig. 15. — *A. Plantago.* Troisième stade montrant la troisième phyllorhize avec sa phylle F_3 et sa rhize R_3.

8. — *Une Monocotylédone terrestre est constituée par la formation de phyllorhizes successives.*

On peut également trouver la première phyllorhize très nettement distincte chez une Monocotylédone terrestre.

Dans la *Cordyline calocoma,* par exemple, cette première phyllorhize a sa portion phyllaire (F_1, *fig.* 16) atténuée en pointe au sommet et verte dans la plus grande partie de sa longueur, tandis que sa base est blanchâtre ainsi que la rhize (R_1, *fig.* 16) dont le diamètre est en outre peu différent. Le massif initial ne fait pas saillie à la surface et se trouve soulevé à une hauteur

notable par l'allongement de la base phyllaire ou caule, de sorte que le début de la tige représenté par cette première caule offre déjà une certaine longueur.

Au deuxième stade, le massif initial donne naissance à une phylle nouvelle (F_2, *fig.* 17) qui s'élève de la face interne de la phylle précédente et ensuite à une rhize (R_2, *fig.* 17) qu'on voit sortir, plus tard, de la face interne de la première base phyllaire. Cette nouvelle phylle et cette nouvelle rhize forment ensemble la deuxième phyllorhize qui se montre, par conséquent, accolée à la face interne de la première et non pas disposée transversalement, comme dans l'*Alisma*.

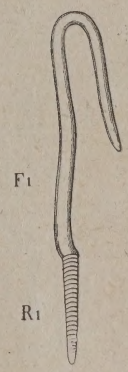

Fig. 16. — *Cordyline calocoma.* Premier stade montrant la première phyllorhize avec sa phylle F_1 et sa rhize R_1.

Toutefois, c'est un accolement beaucoup plus profond que dans le cas du *Ceratopteris* ou du *Polypodium* et la nouvelle phyllorhize se montre engainée par la précédente au niveau de son insertion. Sa phylle est enveloppée, à la partie inférieure, par les bords repliés de la première feuille, tandis que sa rhize se dégage de la première caule dont elle paraît provenir directement. Le mamelon initial est soulevé faiblement par la deuxième caule ; l'allongement de la tige produit par cette deuxième caule est donc peu accusé.

Au troisième stade, le mamelon initial donne naissance à une troisième phyllorhize dont la portion phyllaire (F_3, *fig.* 18) est toujours en avance sur la portion rhizaire (R_3, *fig.* 18). La portion phyllaire s'élève de la face

interne de la deuxième phylle, tandis que la portion rhizaire se montre généralement à la face externe de la première caule. Le mamelon initial est soulevé encore très faiblement par la troisième base phyllaire, de sorte que le prolongement nouveau de la tige est lui-même très court.

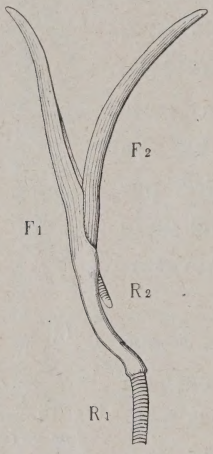

Fig. 17. — *C. calocoma.* Deuxième stade montrant la deuxième phyllorhize avec sa phylle F_2 et sa rhize R_2.

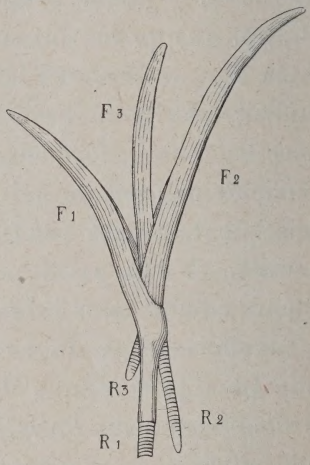

Fig. 18. — *C. calocoma.* Troisième stade montrant la troisième phyllorhize avec sa phylle F_3 et sa rhize R_3.

La distance qui sépare dans le temps et dans l'espace les phyllorhizes successives se montre très réduite désormais, aussi les caules présentent un allongement très faible, tandis que leur épaisseur s'accroît graduellement. Si l'on ajoute que l'avortement de la rhize se produit avec une grande fréquence, on comprendra pourquoi le mode de formation typique se trouve souvent masqué et d'autant plus difficile à mettre en évidence que la plante est plus avancée en âge.

9. — Une Dicotylédone est constituée par la formation de phyllorhizes dont les deux premières sont simultanées.

Parmi les Dicotylédones, on ne peut pas trouver un exemple montrant la première phyllorhize complètement distincte. En effet, chez ces plantes, la distance qui sépare, dans le temps et dans l'espace, les deux premières phyllorhizes est nulle, c'est-à-dire qu'elles apparaissent au même moment et au même niveau. Elles développent séparément leurs sommets qui deviennent les premières feuilles ; tandis que leurs caules s'accroissent ensemble en une masse unique prolongée inférieurement par une racine commune. Les sommets phyllaires séparés représentent les parties de la plantule désignées sous le nom de cotylédons, les caules fusionnées représentant le début de la tige ou hypocotyle.

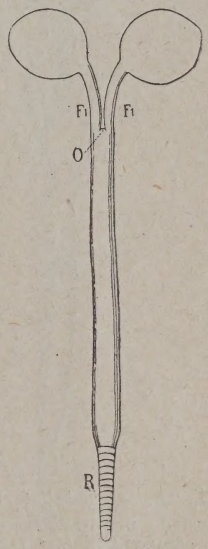

Fig. 19. — *Iberis umbellata.* Premier stade montrant les deux premières phyllorhizes avec leurs phylles F_1, F_1 et leur racine commune R ; O, massif initial.

Dans l'*Iberis umbellata*, par exemple, on voit apparaître simultanément les deux premières phyllorhizes. Leurs sommets grandissent séparément et deviennent les premières feuilles (F_1, F_1, *fig.* 19), tandis que leurs caules s'accroissent ensemble et constituent une tige longue et grêle prolongée inférieurement par une racine (R_1, *fig* 19)

plus grêle encore. Le mamelon initial (O, *fig.* 19) soulevé par les deux caules est situé maintenant entre les deux feuilles, au niveau de leur séparation.

Au deuxième stade, ce mamelon initial donne naissance simultanément à deux autres phyllorhizes dont les caules s'accroissent ensemble et constituent un prolongement de la tige, tandis que leurs sommets se développent séparément et deviennent les deuxièmes feuilles (F_2, F_2, *fig.* 20). Ces deuxièmes feuilles sont opposées l'une à l'autre et disposées en croix avec les premières. Dans ces nouvelles phyllorhizes, ainsi que dans les autres qui se formeront dans la suite, la portion rhizaire ou radiculaire ne se montre pas. La suppression, déjà si fréquente chez les Monocotylédones, devient la règle chez les Dicotylédones pour toutes les phyllorhizes qui se produisent après les deux premières. Le mamelon initial soulevé par les deuxièmes caules est situé entre les deux nouvelles feuilles, au niveau de leur séparation.

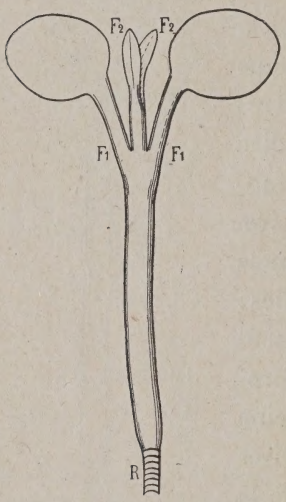

Fig. 20. — *I. umbellata.* Deuxième stade montrant les deuxièmes phyllorhizes avec leurs phylles F_2, F_2, disposées en croix avec les deux premières.

Au troisième stade, le mamelon initial donne naissance simultanément encore à deux nouvelles phyllorhizes qui accroissent ensemble leurs caules fusionnées représentant

un nouveau prolongement de la tige, tandis que leurs sommets développés séparément deviennent les troisièmes feuilles (F_3, F_3, *fig.* 21). Ces feuilles sont encore opposées et disposées en croix avec les deuxièmes. Le mamelon initial soulevé par les troisièmes caules est situé entre les dernières feuilles, au niveau de leur séparation.

Au quatrième stade et aux stades suivants, de nouvelles phyllorhizes se produisent et leurs sommets deviennent autant de feuilles nouvelles, pendant que leurs bases phyllaires contribuent aux allongements successifs de la tige. Ainsi se poursuit le développement de cette plante, jusqu'à son achèvement complet.

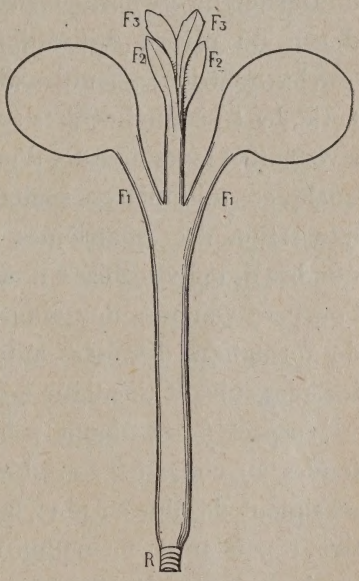

Fig. 21. — *I. umbellata.* Troisième stade montrant les troisièmes phyllorhizes avec leurs phylles F_3, F_3 superposées aux deux premières.

Il est à peine besoin de rappeler que la formation des différentes phyllorhizes ne s'accomplit pas avec la même uniformité pendant le cours entier du développement. En particulier, l'accélération et la condensation se manifestent, comme toujours, par l'apparition plus hâtive des phyllorhizes nouvelles et par le rapprochement de leurs niveaux d'insertion, ce qui revient à dire que le nombre des phyllorhizes produites

dans le même temps s'accroît, pendant que leurs bases phyllaires se fusionnent davantage.

Par exemple, les premières feuilles (F_1, F_1, *fig.* 19) atteignent la plus grande partie de leur taille avant que les deuxièmes phyllorhizes apparaissent et le niveau d'insertion de ces dernières est à plusieurs centimètres au-dessus du niveau d'insertion des premières. Or, avant que les quatrièmes feuilles aient atteint la moitié de leur taille, les trois phyllorhizes suivantes apparaissent successivement et leurs niveaux d'insertion peu différents sont à quelques millimètres seulement au-dessus du niveau d'insertion des quatrièmes feuilles. Bientôt après, le nombre des phyllorhizes nouvelles s'accroît davantage et l'on peut voir une douzaine de feuilles, à divers degrés de formation, disposées autour du mamelon initial et insérées suivant une ligne spirale à tours très rapprochés.

L'aspect de la plante subit donc des variations profondes au cours de son développement. Ces variations masquent de plus en plus la disposition typique primitive, cependant la formation répétée de phyllorhizes successives ou simultanées se poursuit jusqu'à l'édification complète de la plante.

g. — LA TIGE N'EST PAS UNE FORMATION AUTONOME ET SA DÉFINITION EST ARBITRAIRE

On voit, par les exemples décrits dans les précédents chapitres, que la constitution du corps des différents végétaux est réalisée par la formation répétée de phyl-

lorhizes. En particulier, la tige se trouve représentée par l'ensemble des caules dont la coalescence est plus ou moins grande. Par conséquent, cette tige ne possède pas l'individualité primordiale qui lui a été attribuée depuis si longtemps. Elle a au contraire une origine complexe qui nous fait maintenant bien comprendre pourquoi les définitions données par les auteurs étaient toujours arbitraires et ne concordaient même pas dans les différents groupes végétaux.

Ainsi, chez les Cryptogames, ces auteurs ont attribué à la tige le quart seulement du massif cellulaire primitif; tandis que, chez les Phanérogames, ils lui en attribuaient une part beaucoup plus grande. Il en résultait cette conséquence grave que les mêmes parties, dans les différentes plantes, représentaient une valeur morphologique différente. Par exemple, chez les Cryptogames, la tige et la feuille avaient même valeur initiale et l'une était la sœur de l'autre ; tandis que, chez les Phanérogames, la tige et la feuille avaient une valeur très inégale et la tige était la mère de la première feuille.

Ce défaut de concordance morphologique nous avait paru si fâcheux que nous proposâmes de le faire disparaître, il y a longtemps déjà, en attribuant à la tige le massif primitif et les tissus qui en dérivent directement ; tandis que les formations produites par des cellules initiales plus ou moins spécialisées étaient attribuées à la feuille ou à la racine (1). Seulement, la portion de plante désignée d'ordinaire sous le nom de tige devenait tellement res-

(1) Chauveaud Gustave, Formation de la tige chez les Cryptogames vasculaires. *Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 1906, 4e série, t. VI.

treinte qu'on ne pouvait sans inconvénient employer ce terme dont la signification est si répandue. Afin d'éviter cet inconvénient, nous adoptons une définition nouvelle de la tige, mais, avant de la formuler, nous allons la justifier davantage encore en complétant la description du corps des végétaux, c'est-à-dire en ajoutant, à l'étude de sa morphologie externe, une étude parallèle de sa morphologie interne.

III

MORPHOLOGIE INTERNE OU MORPHOLOGIE DE L'APPAREIL VASCULAIRE

Chez les végétaux, la morphologie interne ou, comme on dit souvent, la structure, est constituée essentiellement par l'appareil conducteur. Or, des parties composant cet appareil, c'est la partie ligneuse ou vasculaire qui tient, dans cette structure, une place prépondérante. Nous choisirons donc cette partie vasculaire pour objet spécial de notre étude et nous pourrons ainsi abréger notre exposé et simplifier nos figures, puisqu'une seule partie sera envisagée, en donnant toutefois un aperçu suffisant de la constitution végétale.

Si l'on veut comprendre l'appareil vasculaire, il faut l'observer depuis son origine et s'adresser, par conséquent, aux premiers stades du développement de la plante. Chez les Cryptogames, en général, chez les Fougères, en particulier, l'œuf se cloisonne en deux, puis en quatre, puis en un certain nombre de cellules formant ensemble un massif presque sphérique. On a accordé une grande importance à certaines des cloisons qui figurent dans ce massif, mais, quand il s'agit de les retrouver dans les autres plantes, la difficulté devient telle qu'on n'a pas réussi à généraliser ce mode de cloisonnement.

C'est pourquoi, sans entrer dans le détail des premiers cloisonnements, nous considérons le massif cellulaire issu de l'œuf comme un méristème initial susceptible de produire les différentes parties de la plante dont nous indiquerons l'apparition, au fur et à mesure que leur formation pourra être distinguée. Ainsi, dès qu'une cellule initiale de rhize est différenciée aux dépens de ce méristème, nous attribuons à la rhize tous les éléments produits par le fonctionnement de cette cellule initiale ; ce qui est chose facile, parce que la cellule initiale de rhize possède des caractères tout à fait spéciaux permettant de la reconnaître dès le début. Il est moins facile de déterminer l'origine précise de la phylle qui provient souvent de cellules initiales semblables aux autres cellules du méristème. Toutefois, on reconnaît la phylle à une époque peu avancée de sa formation et l'on peut alors lui attribuer tous les éléments qui proviennent de cette formation. En particulier, les éléments vasculaires qui lui appartiennent peuvent être reconnus avec certitude.

C'est de cette manière que nous avons suivi les différentes phases du développement de la première phylle et de la première rhize constituant la première phyllorhize, et les phases du développement des phyllorhizes suivantes.

1. — L'appareil vasculaire d'une Cryptogame aquatique est constitué par la formation de systèmes élémentaires successifs.

Chez le *Ceratopteris thalictroides,* la modification structurale la plus caractéristique qui se manifeste durant

la phase du développement de la première phyllorhize est la différenciation vasculaire. On la voit apparaître d'abord dans la phylle, ensuite dans la rhize ; tandis que le reste du massif cellulaire primitif demeure encore à l'état de méristème.

Dans la phylle (F_1, *fig.* 22), les vaisseaux sont disposés en un faisceau médian très grêle (f_2, *fig.* 22). Dans la rhize (R_1, *fig.* 22), ils constituent un faisceau axile également très grêle (r_1, *fig.* 22). Ces deux faisceaux sont continués directement l'un par l'autre, de façon à former un cordon vasculaire unique qui va d'une extrémité à l'autre de la phyllorhize et comprend une partie phyllaire et une partie rhizaire ou radiculaire. Le reste du massif cellulaire primitif demeuré à l'état de méristème a été soulevé par la caule à une hauteur assez grande et se présente maintenant sous la forme d'un mamelon saillant (O, *fig.* 22) situé à la face interne de la phylle. Ce mamelon donne naissance à la deuxième phyllorhize qui est composée à son tour d'une phylle (F_2, *fig.* 23) et d'une rhize (R_2, *fig.* 23). A son intérieur, des vaisseaux se différencient et forment un faisceau phyllaire médian (f_2, *fig.* 24) continué directement par un faisceau radiculaire axile (r_2, *fig.* 24), de sorte que le

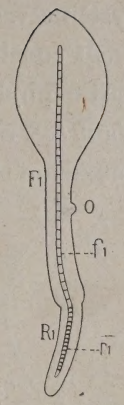

Fig. 22. — *Ceratopteris thalictroides*. Coupe longitudinale médiane, au premier stade ; f_1, faisceau phyllaire de la première phyllorhize ; r_1, son faisceau radiculaire.

Dans cette figure et dans les suivantes, les formations vasculaires sont représentées d'une manière schématique : les phyllaires par des traits écartés ; les radiculaires par des courbes rapprochées ; les caulaires et les intercaulaires par des bandes noires équidistantes. Les mêmes faisceaux sont numérotés de la même manière dans toutes les figures.

système vasculaire de la deuxième phyllorhize est pareillement constitué par un cordon vasculaire composé d'une partie phyllaire et d'une partie radiculaire. En outre, d'autres vaisseaux se sont différenciés pendant ce deuxième stade formant un nouveau faisceau (b_2, *fig.* 24) qui relie la base du deuxième faisceau phyllaire à la base du premier. Ce nouveau faisceau étant constitué par des éléments qui appartiennent à l'une et à l'autre des deux caules successives, nous l'appelons faisceau *intercaulaire*. Il met donc en relation le système vasculaire de la deuxième phyllorhize avec le système vasculaire de la première.

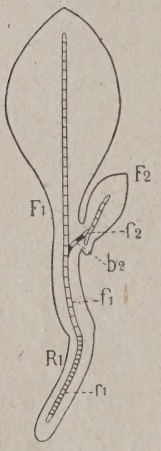

Fig. 23. — *C. thalictroides*. Début du deuxième stade ; f_2, faisceau phyllaire de la deuxième phyllorhize ; b_2, son faisceau intercaulaire.

Au troisième stade, la portion du mamelon initial non différenciée (O, *fig.* 24), soulevée par l'allongement de la deuxième caule, produit la troisième phyllorhize formée d'une phylle (F_3, *fig.* 25) et d'une rhize (R_3, *fig.* 25). A l'intérieur de cette phyllorhize se différencie un cordon vasculaire composé d'une partie phyllaire (f_3, *fig.* 25) et d'une partie radiculaire (r_3, *fig.* 25). Pendant le même temps s'est différencié aussi un faisceau intercaulaire (b_3, *fig.* 25) qui est appliqué au deuxième faisceau phyllaire et continué dans la phyllorhize nouvelle où il vient s'unir à la base du troisième faisceau phyllaire, mettant ainsi en relation le système vasculaire de la troisième phyllorhize avec le système vasculaire de la deuxième.

Au quatrième stade, la portion non différenciée du mamelon initial (O, *fig.* 25), soulevée par la troisième caule, donne naissance à la quatrième phyllorhize qui acquiert à son tour un système vasculaire composé d'une

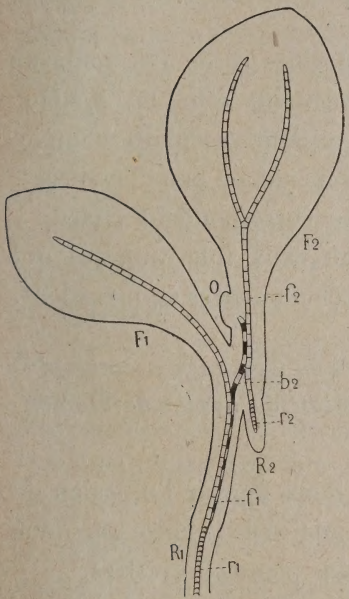

Fig. 24. — *C. thalictroides.* Fin du deuxième stade; f_2, faisceau phyllaire bifurqué dans le limbe de la deuxième phyllorhize; r_2, son faisceau radiculaire.

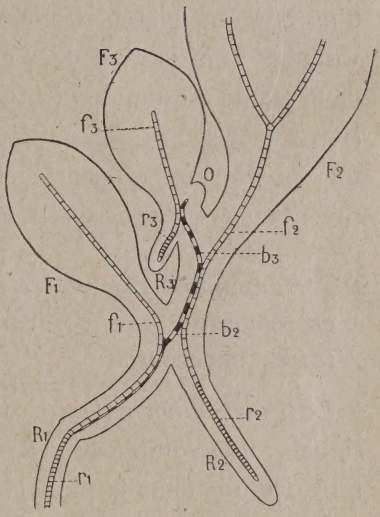

Fig. 25. — *C. thalictroides.* Troisième stade; f_3, faisceau phyllaire de la troisième phyllorhize; r_3, son faisceau radiculaire; b_3, son faisceau intercaulaire.

partie phyllaire et d'une partie radiculaire. En même temps, s'est différencié un faisceau intercaulaire qui va du troisième faisceau phyllaire au quatrième et relie par conséquent le système vasculaire de la quatrième phyllorhize au système vasculaire de la troisième.

Au cinquième stade et aux stades suivants, de nouveaux systèmes vasculaires se différencient avec autant de faisceaux intercaulaires qui les relient l'un à l'autre. Ces systèmes successifs présentent d'ailleurs un accroissement en rapport avec l'accroissement des phyllorhizes auxquelles ils correspondent.

En définitive, chaque phyllorhize se montre pourvue d'un système vasculaire élémentaire relié au système vasculaire qui la précède. Le système vasculaire complet de la plante est donc constitué lui-même par une succession de systèmes élémentaires correspondant chacun à une phyllorhize et par les faisceaux intercaulaires qui relient chacun de ces systèmes élémentaires au précédent.

2. — *L'appareil vasculaire d'une Cryptogame terrestre est constitué par la formation de systèmes élémentaires successifs.*

Le *Polypodium vulgare* va nous fournir l'occasion de signaler une complication vasculaire de la rhize que nous retrouverons dans la plupart des plantes terrestres.

Le massif cellulaire issu de l'œuf est formé, dans cette plante, de cellules dont les unes se différencient directement pour constituer le pied ou suçoir (P, *fig.* 26), tandis que d'autres contribuent à la formation de la première phylle (F_1, *fig.* 26) et de la première rhize (R_1, *fig.* 26) ; le reste du massif demeurant encore à l'état de méristème (O, *fig.* 26).

Bientôt, la différenciation vasculaire se manifeste à l'intérieur du pied, ainsi que dans la phylle et dans la rhize qui constituent la première phyllorhize.

Dans le pied, les éléments de la région centrale deviennent vasculaires et forment le faisceau du pied (*c*, *fig.* 26).

Dans la phylle, il se produit aussi un faisceau vasculaire (f_1, *fig.* 26) disposé suivant le plan médian et prolongé jusqu'à l'extrémité du limbe, qui constitue le faisceau phyllaire.

Dans la rhize, apparaissent deux faisceaux vasculaires qui représentent les faisceaux rhizaires ou radiculaires. Ils se montrent diamétralement opposés et correspondant : l'un (i_1, *fig.* 26), au côté interne de la phyllorhize ; l'autre (e_1, *fig.* 26), à son côté externe. Le faisceau interne est continué par les éléments vasculaires du pied, tandis que le faisceau externe est continué par les éléments vasculaires de la phylle. A ce moment du développement, la plantule possède donc deux cordons vasculaires nettement séparés l'un de l'autre : le premier coudé à angle droit constitué par le faisceau radiculaire interne et par le faisceau du pied ; le second constitué par le faisceau radiculaire externe et par le faisceau phyllaire.

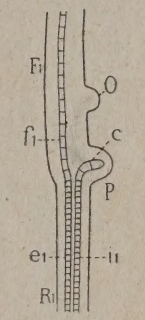

Fig. 26. — *Polypodium vulgare.* Coupe longitudinale médiane au premier stade ; f_1, faisceau phyllaire de la première phyllorhize ; e_1, son faisceau radiculaire externe ; i_1, son faisceau radiculaire interne ; *c*, faisceau du pied.

Plus tard, d'autres éléments ont subi la différenciation vasculaire. Alors, le faisceau du pied très épais est uni par un empâtement fortement accusé non seulement avec le faisceau radiculaire interne, comme précédemment, mais avec de nouveaux vaisseaux qui occupent la région

centrale de la caule où ils forment une sorte de plexus (p_1, *fig.* 27). Ce *plexus caulaire* est relié, d'autre part, avec le faisceau phyllaire et avec les deux faisceaux radiculaires. A la fin du premier stade, le système vasculaire de la phyllorhize comprend donc un faisceau phyllaire, deux faisceaux radiculaires et un plexus caulaire qui relie ce système au faisceau du pied.

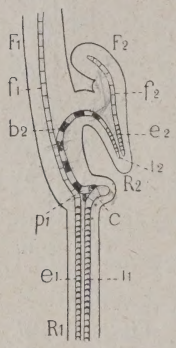

Fig. 27. — *P. vulgare*, Coupe longitudinale au début du deuxième stade; f_2, faisceau phyllaire de la deuxième phyllorhize; e_2, son faisceau radiculaire externe; i_2, son faisceau radiculaire interne; b_2, son faisceau intercaulaire; p_1, plexus caulaire de la première phyllorhize

La portion du massif primitif non différenciée a été soulevée par la base phyllaire et se trouve placée à la face interne de la phyllorhize, sous la forme d'un mamelon saillant (O, *fig.* 26), ainsi que nous l'avons déjà indiqué en décrivant la morphologie externe.

Cette portion non différenciée augmente d'ailleurs le nombre de ses cellules, de sorte qu'à la fin de ce stade et des stades suivants elle forme un mamelon dont le volume s'accroît progressivement.

Au début du deuxième stade, il se produit, aux dépens de ce mamelon de méristème, une phylle (F_2, *fig.* 27) et une rhize (R_2, *fig.* 27) constituant ensemble la deuxième phyllorhize. Dans cette nouvelle formation, la différenciation vasculaire se manifeste de la même manière que dans la précédente. Il apparaît un faisceau phyllaire (f_2, *fig.* 27) et deux faisceaux radiculaires.

Le faisceau radiculaire externe (e_2, *fig.* 27) est continué

directement par le faisceau phyllaire, tandis que le faisceau radiculaire interne (i_2, *fig.* 2) est relié à un autre faisceau (b_2, *fig.* 27) qui s'est différencié dès le début du deuxième stade en partant du précédent plexus. Ce faisceau formé d'éléments appartenant à l'une et à l'autre des deux caules représente le faisceau intercaulaire du *Ceratopteris* et nous le désignerons sous le même nom.

A ce moment, la deuxième phyllorhize possède deux cordons vasculaires nettement séparés : l'un constitué par le faisceau radiculaire interne et par le faisceau intercaulaire ; l'autre par le faisceau radiculaire externe et par le deuxième faisceau phyllaire.

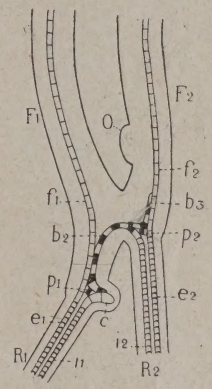

Fig. 28. — *P. vulgare.* Fin du deuxième stade ; p_2, plexus caulaire de la deuxième phyllorhize.

De nouveaux éléments vasculaires épaississent le faisceau intercaulaire et forment un empâtement en rapport avec le nouveau plexus (p_2, *fig.* 28) constitué par des éléments vasculaires qui occupent la région centrale de la deuxième caule. Ce plexus est uni, d'autre part, au faisceau phyllaire et aux deux faisceaux radiculaires de la phyllorhize qui lui correspond, de sorte qu'à la fin du deuxième stade le système vasculaire de la deuxième phyllorhize est relié, par un faisceau intercaulaire (b_2, *fig.* 28), au système vasculaire de la première.

Quand la phyllorhize nouvelle est insérée à un niveau supérieur au niveau d'insertion de la précédente, son

faisceau intercaulaire part du précédent plexus, demeure accolé au faisceau phyllaire précédent sur une hauteur correspondant à la différence des niveaux d'insertion, puis s'en écarte pour se diriger vers le plexus de la phyllorhize nouvelle.

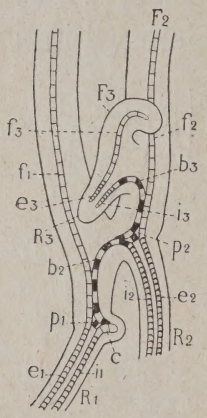

Fig. 29. — *P. vulgare.* Début du troisième stade; f_3, faisceau phyllaire de la troisième phyllorhize; e_3, son faisceau radiculaire externe; i_3, son faisceau radiculaire interne; b_3, son faisceau intercaulaire.

Au début du troisième stade, la portion non différenciée du méristème a été soulevée par la deuxième caule et se trouve à sa face interne sous forme d'un mamelon saillant (O, *fig.* 28). Ce méristème produit une autre phylle (F_3, *fig.* 29) et une autre rhize (R_3, *fig.* 29), constituant la troisième phyllorhize, dans laquelle la différenciation vasculaire se manifeste de la même manière que dans la précédente. Il apparaît deux cordons vasculaires séparés : l'un constitué par le faisceau radiculaire interne (i_3, *fig.* 29) et par le faisceau intercaulaire (b_3, *fig.* 29) ; l'autre par le faisceau radiculaire externe (e_3, *fig.* 29) et par le troisième faisceau phyllaire (f_3, *fig.* 29). Le nouveau faisceau intercaulaire part du plexus de la deuxième phyllorhize et, après être demeuré appliqué sur une certaine hauteur à son faisceau phyllaire (f_2, *fig.* 29), il se dirige vers la troisième phyllorhize où il se comporte à la manière habituelle. Plus tard, de nouveaux vaisseaux l'épaississent et le relient au plexus (p_3, *fig.* 30) qui occupe la région

centrale de la troisième phyllorhize. A la fin du troisième stade, le système vasculaire de cette phyllorhize comprend donc un faisceau phyllaire, deux faisceaux radiculaires et un plexus caulaire avec un faisceau intercaulaire qui le relie au système vasculaire précédent.

A chaque stade suivant, une nouvelle phyllorhize se forme et son système vasculaire est composé d'une partie phyllaire, d'une partie radiculaire et d'un plexus caulaire avec un faisceau intercaulaire le reliant au système précédent.

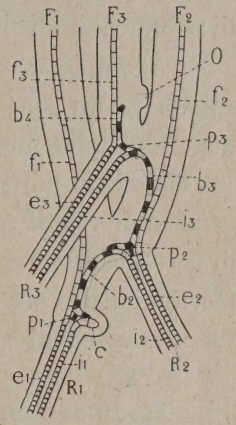

Fig. 30. — *P. vulgare*. Fin du troisième stade ; p_3, plexus caulaire de la troisième phyllorhize : b_4, début du faisceau intercaulaire de la quatrième phyllorhize.

La constitution du système vasculaire de la plante est donc réalisée par la formation successive de systèmes élémentaires correspondant chacun à une phyllorhize, et chaque système élémentaire composé d'une partie phyllaire, d'une partie radiculaire et d'un plexus caulaire est uni au précédent par un faisceau intercaulaire. En définitive, le système vasculaire entier de la plante se compose d'un certain nombre de systèmes élémentaires et de leurs faisceaux intercaulaires.

3. — Causes modifiant la constitution vasculaire typique.

D'après les remarques déjà faites à propos de la mor-

phologie externe du *Ceratopteris* et du *Polypodium*, on peut prévoir que la constitution vasculaire typique, décrite dans ces deux plantes, ne sera pas souvent réalisée intégralement. Il est à peine besoin de dire que le système vasculaire d'une phyllorhize incomplète est lui-même incomplet.

Par exemple, quand la rhize est avortée, la portion radiculaire du système vasculaire est supprimée. D'ailleurs, toutes les modifications que les phyllorhizes subissent dans leur taille, dans leur différenciation, dans leur agencement relatif retentissent sur leurs systèmes vasculaires respectifs. Par conséquent, les causes qui modifient la formation des phyllorhizes modifient en même temps les systèmes vasculaires élémentaires qui leur correspondent.

4. — Modifications résultant de l'accroissement progressif de la taille et de la différenciation des phyllorhizes successives.

Si les phyllorhizes succédaient l'une à l'autre dans des conditions identiques, la constitution réalisée, à la base de la plante, se reproduirait à une distance quelconque de cette base, en demeurant semblable à elle-même. Mais, comme nous l'avons déjà indiqué en étudiant la loi de leur formation, les phyllorhizes se développent suivant des conditions très différentes. L'accroissement progressif de leur taille et de leur différenciation suscitent des modifications qui, généralement peu sensibles d'une phyllorhize à la suivante, peuvent toutefois devenir considérables quand on compare une phyllorhize du début à une phyllorhize de l'âge adulte.

En comparant seulement la dixième phyllorhize à la

première, chez le *Polypodium*, par exemple, on fera la constatation suivante.

Dans la première, la portion phyllaire atteint à peine deux millimètres de longueur et sa forme est régulièrement ovalaire. Son faisceau phyllaire offrant en épaisseur un à trois vaisseaux grêles est relié à un plexus caulaire très simple.

Dans la dixième phyllorhize, la portion phyllaire est multilobée et sa longueur dépasse vingt millimètres. Son faisceau phyllaire constitue un large ruban affectant en section une forme ondulée et comprenant dans son épaisseur plusieurs groupes de vaisseaux dont quelques éléments sont très larges. Enfin ce ruban est relié à un plexus caulaire qui a une complication correspondante.

Par conséquent, les modifications acquises par cette dernière phyllorhize sont déjà très grandes. Elles seraient plus grandes encore si, au lieu de la dixième, nous avions choisi, pour la comparaison, une phyllorhize d'ordre plus élevé.

5. — *Modifications résultant de l'accélération et de la condensation du développement ou transformation progressive du massif initial en bourgeon terminal.*

Aux modifications précédentes qui consistent surtout en une multiplication des éléments conducteurs et en une complication dans la forme des faisceaux, il faut ajouter les modifications résultant de l'accélération et de la condensation du développement.

Quand ces deux causes se manifestent pleinement, plusieurs phyllorhizes prennent naissance à des époques

très rapprochées et à des différences de niveau peu accusées. Comme elles sont toujours produites aux dépens du mamelon de méristème initial, il en résulte que ce mamelon doit avoir subi lui-même une évolution en rapport avec cette production condensée et accélérée.

Nous savons déjà que le mamelon, au lieu d'être situé à la face interne d'une seule feuille, comme au début du développement, se trouve maintenant placé à la face interne de plusieurs feuilles dont il est entouré complètement. En même temps qu'il modifiait sa situation relative, pour devenir le bourgeon terminal, il a acquis un volume plus considérable et l'on constate aisément qu'il est constitué par un plus grand nombre de cellules et montre sur son pourtour plusieurs phylles et plusieurs rhizes à divers degrés de formation.

6. — *Variations du massif initial chez les différentes plantes.*

Le massif initial subit donc une transformation graduelle et revêt d'abord l'aspect d'un bourgeon latéral, puis devient enfin le bourgeon terminal. D'autre part, il est susceptible de variations, aussi bien dans sa forme que dans son mode de croissance chez les différentes plantes.

En général, il a une forme arrondie ou cylindro-conique, mais parfois il présente en son centre une dépression assez accentuée, comme on le voit chez certains *Pteris*.

Sa croissance a lieu souvent à l'aide de cellules initiales semblables en apparence aux cellules qui les avoisinent.

Mais elle se fait aussi à l'aide de cellules initiales cunéiformes et il n'est même pas rare qu'elle s'effectue avec une seule cellule initiale de forme tétraédrique.

7. — Comparaison entre les variations de la phylle et les variations de la rhize chez les Cryptogames.

En décrivant le développement des Cryptogames, nous avons considéré le système conducteur de chaque phyllorhize comme une partie élémentaire du système conducteur de la plante entière. Or, ainsi que nous l'avons fait remarquer, les systèmes élémentaires sont en rapport avec la taille et avec la différenciation de la phyllorhize à laquelle ils correspondent. Par conséquent, ils peuvent présenter entre eux, dans la même plante, des différences considérables. Très simples dans les premières phyllorhizes, ils peuvent devenir très compliqués dans des phyllorhizes dont la feuille est mille fois plus grande que la feuille des phyllorhizes primitives. Ils offrent souvent, chez les Fougères, une complication telle que leur description constitue la partie la plus embrouillée de l'anatomie descriptive.

Nous n'avons, par contre, signalé encore aucune variation relative à la rhize. Cependant la portion radiculaire des phyllorhizes peut présenter, comme la portion phyllaire, des modifications progressives, seulement elles sont beaucoup plus limitées, comme sont plus limitées d'ailleurs ses fonctions. Ses variations se traduisent surtout par un accroissement de son diamètre et aussi par le nombre de ses faisceaux. Si les variations de la rhize sont moins étendues, c'est sans doute en raison de

la fréquence avec laquelle une rhize nouvelle peut prendre naissance.

En effet, tandis que la feuille d'une plante adulte peut acquérir, comme nous venons de le rappeler, un millier de fois la longueur de la feuille primitive, la rhize qui correspond à cette feuille géante est loin d'acquérir un accroissement proportionnel de son diamètre. Mais, en revanche, le nombre des rhizes correspondant à une seule de ces feuilles est susceptible d'un grand accroissement, de sorte qu'il paraît s'établir, de cette manière, une compensation entre ces deux parties de la phyllorhize, ainsi qu'on peut l'observer fréquemment chez les Cryptogames, et aussi chez les Monocotylédones.

Ces rhizes nouvelles unissent d'ailleurs leur système vasculaire au système vasculaire de la feuille correspondante, sans qu'il en résulte dans la constitution de la plante aucune difficulté d'interprétation.

8. — L'appareil vasculaire d'une Monocotylédone aquatique est constitué par la formation de systèmes élémentaires successifs.

Nous allons maintenant étudier le développement vasculaire des Phanérogames en commençant par les Monocotylédones aquatiques où l'on retrouve une disposition vasculaire très simple.

Dans l'*Alisma Plantago*, le massif cellulaire issu de l'œuf donne naissance à la première phylle (F_1, *fig.* 31) et à la première rhize (R_1, *fig.* 31) qui se développent dans le prolongement l'une de l'autre, constituant ensemble la première phyllorhize. A l'intérieur de la phylle,

les vaisseaux se différencient sous forme d'un faisceau unique situé dans son plan médian (f_1, *fig.* 31). Dans la rhize, les vaisseaux se différencient également sous forme d'un faisceau unique et axile (r_1, *fig.* 31) qui est en continuité directe avec le précédent. La première phyllorhize possède donc un seul cordon vasculaire étendu dans toute sa longueur et composé d'une portion phyllaire et d'une portion radiculaire.

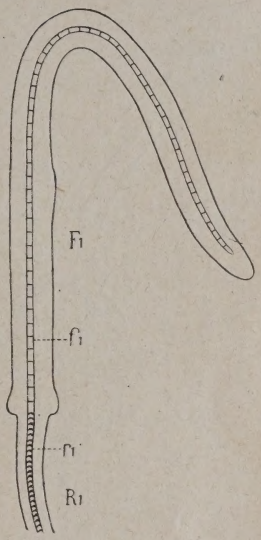

Fig. 31. — *Alisma Plantago.* Coupe longitudinale médiane, au premier stade ; f_1, faisceau phyllaire de la première phyllorhize ; r_1, son faisceau radiculaire.

Durant le deuxième stade, la portion du massif cellulaire primitif, demeurée à l'état de méristème et élevée maintenant à une grande hauteur par un fort allongement de la caule, donne naissance à la deuxième phylle (F_2, *fig.* 32) et à la deuxième rhize (R_2, *fig.* 32). La deuxième phylle s'élève à la face interne de la première, tandis que la deuxième rhize descend en direction opposée, traverse obliquement les tissus de la première caule, après les avoir résorbés, et vient sortir à la face externe de cette première caule en faisant avec elle un angle très aigu. La deuxième phylle et la deuxième rhize sont situées dans le prolongement l'une de l'autre et constituent ensemble la deuxième phyllorhize qui se trouve, comme on sait, disposée transversalement par rapport à la pre-

mière. A l'intérieur de la deuxième phylle, les vaisseaux se différencient sous forme d'un faisceau unique et médian (f_2, *fig.* 32). A l'intérieur de la deuxième rhize, les vaisseaux se différencient en un faisceau axile (r_2, *fig.* 32), tandis que dans la partie intermédiaire à l'une et à l'autre des vaisseaux courts et flexueux se sont différenciés sous forme d'un plexus (p_2, *fig.* 32) qui unit le faisceau phyllaire f_2 au faisceau radiculaire r_2. Le système vasculaire correspondant à la deuxième phyllorhize comprend donc un faisceau phyllaire, un faisceau radiculaire et un plexus caulaire qui les relie l'un à l'autre. Ce système élémentaire est uni d'autre part au système vasculaire précédent par un faisceau intercaulaire (b_2, *fig.* 32), peu distinct, parce qu'il est accolé étroitement au faisceau phyllaire de la première phyllorhize ; le plexus de la deuxième phyllorhize étant lui-même appliqué au premier faisceau phyllaire, au niveau où se fait le croisement des deux systèmes élémentaires.

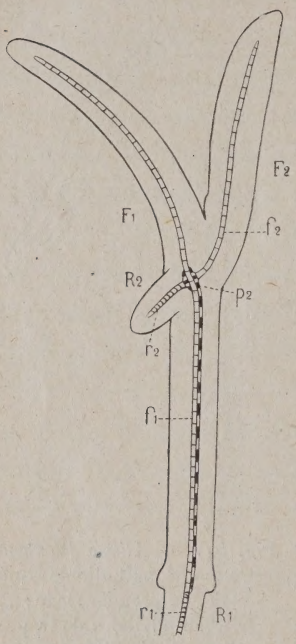

Fig. 32. — *A*, *Plantago*. Deuxième stade ; f_2, faisceau phyllaire de la deuxième phyllorhize ; r_2, son faisceau radiculaire ; p_2, son plexus caulaire avec son faisceau intercaulaire.

Au troisième stade, le massif initial, soulevé par un faible allongement de la deuxième caule, donne naissance

à la troisième phylle (F_3, *fig.* 33) et à la troisième rhize (R_3, *fig.* 33). La troisième phylle s'élève à la face interne de la deuxième, tandis que la troisième rhize s'enfonce en direction opposée, traverse, après les avoir résorbés, les tissus de la deuxième caule et de la première, puis vient sortir à la face interne de celle-ci en faisant avec elle un angle très aigu. Dans cette nouvelle phylle et dans cette nouvelle rhize, qui constituent la troisième phyllorhize, les vaisseaux se différencient comme dans la deuxième, de façon à former un faisceau phyllaire (f_3, *fig.* 33) et un faisceau radiculaire (r_3, *fig.* 33) reliés l'un à l'autre par un plexus caulaire (p_3, *fig.* 33). Le système de la troisième phyllorhize ainsi constitué se trouve uni au système précédent par un faisceau intercaulaire (b_3, *fig.* 33) peu distinct, parce que le plexus de cette troisième phyllorhize est appliqué au deuxième faisceau phyllaire, au niveau où se fait le croisement des deux derniers systèmes élémentaires.

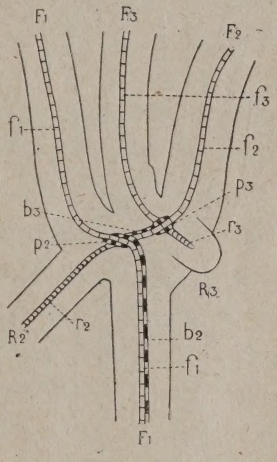

Fig. 33. — *A. Plantago.* Troisième stade ; f_3, faisceau phyllaire de la troisième phyllorhize ; r_3, son faisceau radiculaire ; p_3, son plexus caulaire ; b_3 son faisceau intercaulaire.

La quatrième phyllorhize prend naissance à son tour aux dépens du massif initial qui a été légèrement soulevé par la troisième caule. Sa phylle (F_4, *fig.* 34) s'élève de la face interne de la troisième phyllorhize. Sa rhize

(R_4, *fig.* 34) descend obliquement, traverse en les résorbant les tissus des caules déjà formées et vient sortir au dehors à la face externe de la première. A l'intérieur de cette nouvelle phyllorhize se montre un faisceau phyllaire (f_4, *fig.* 34) et un faisceau radiculaire (r_4, *fig.* 34) unis l'un à l'autre par un plexus caulaire (p_4, *fig.* 34) qui est appliqué au troisième faisceau phyllaire au point de croisement. Enfin ce dernier plexus est relié au précédent par le faisceau intercaulaire (b_4, *fig.* 34).

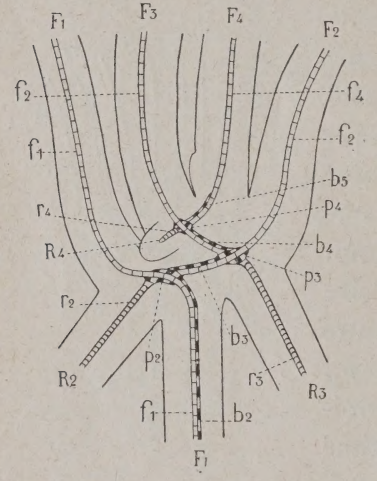

Fig. 34. — *A. Plantago.* Quatrième stade ; f_4, faisceau phyllaire de la quatrième phyllorhize ; r_4, son faisceau radiculaire ; p_4, sonplexus caulaire ; b_4, son faisceau intercaulaire ; b_5, début du faisceau intercaulaire de la phyllorhize suivante.

De la même manière se forme une cinquième phyllorhize, et, ainsi de suite. La distance qui sépare dans le temps et dans l'espace les phyllorhizes successives est très réduite à partir de la troisième, aussi la fusion de leurs caules s'accentue davantage. Le trajet parcouru par les rhizes à travers les tissus des caules précédentes devient de plus en plus long, ce qui explique pourquoi leur disposition à la sortie se montre de moins en moins régulière. D'autre part, les systèmes vasculaires successifs offrent un accroissement graduel du nombre de leurs éléments, en particulier un accroissement de volume

de leurs plexus. Ces plexus se trouvent de plus en plus rapprochés et, en outre, les faisceaux qui les unissent subissent des courbures par suite du développement des phyllorhizes nouvelles. Il en résulte que l'ensemble des caules fusionnées, c'est-à-dire la tige, présente une sorte d'enchevêtrement des formations vasculaires, enchevêtrement qui paraît inextricable quand la plante a atteint un certain développement.

9. — L'appareil vasculaire d'une Monocotylédone terrestre est constitué par la formation de systèmes élémentaires successifs.

Chez les Monocotylédones terrestres, nous allons retrouver, dans la racine, la disposition déjà décrite dans la racine des Cryptogames terrestres. Ainsi, le massif cellulaire issu de l'œuf d'un *Triglochin* ou d'un *Allium* donne naissance à la première phylle et à la première rhize situées dans le prolongement l'une de l'autre et constituant ensemble la première phyllorhize. Les vaisseaux se différencient dans la phylle en un faisceau unique et médian, tandis que, dans la rhize, ils se différencient en deux faisceaux diamétralement opposés et correspondant l'un au côté externe, l'autre au côté interne de la phyllorhize. Le faisceau radiculaire externe est continué directement par le faisceau phyllaire, mais le faisceau radiculaire interne, au lieu de se continuer par le faisceau du pied, comme dans le *Polypodium*, demeure isolé à son extrémité supérieure jusqu'au développement de la deuxième phyllorhize. A ce premier stade, la plantule considérée possède donc deux cordons vasculaires com-

plètement séparés : l'un parcourant toute sa longueur, l'autre limité au-dessous du niveau de la base phyllaire où va apparaître la deuxième phyllorhize.

Quand cette phyllorhize se forme, aux dépens de la portion du massif initial demeurée à l'état de méristème, de nouveaux vaisseaux se différencient en un plexus caulaire qui relie l'un à l'autre les deux cordons vasculaires et est relié lui-même par de nouveaux vaisseaux au système vasculaire de la phyllorhize nouvelle. Cette phyllorhize nouvelle présente, par rapport à la première, une complication vasculaire qui se traduit surtout par un accroissement du nombre des faisceaux. Une telle complication se présente même déjà dans la première phyllorhize chez beaucoup de Monocotylédones terrestres. Par exemple, la *Cordyline* qui nous a servi de type pour l'étude morphologique externe possède, en général, trois faisceaux radiculaires dans sa première phyllorhize. Parfois elle possède un nombre de faisceaux radiculaires plus élevé encore, de sorte qu'elle nous offre un excellent exemple pour établir une transition entre les rhizes possédant deux faisceaux et les rhizes qui en possèdent davantage.

Prenons donc la première phyllorhize de *Cordyline calocoma* et constatons que les vaisseaux se différencient dans sa phylle (F_1, *fig.* 35) en un faisceau (f_1, *fig.* 35) unique et médian, tandis que dans la rhize (R_1, *fig.* 35) ils forment trois faisceaux situés, en coupe transversale, aux trois sommets d'un triangle équilatéral. L'un de ces faisceaux (e_1, *fig.* 35) correspond au côté externe de la phyllorhize et est continué directement par le faisceau

phyllaire; les deux autres faisceaux radiculaires (r_1, r_1, *fig.* 35) dont l'extrémité supérieure est continuée seulement dans la portion basilaire de la phylle demeurent ainsi isolés jusqu'au développement de la deuxième phyllorhize. Quand cette phyllorhize se forme aux dépens du massif initial qui a été soulevé par la première caule, sa feuille (F_2, *fig.* 36) s'élève de la face interne de la première feuille; sa rhize s'enfonce en direction opposée, traverse les tissus de la première caule, après les avoir résorbés, et vient sortir (R_2, *fig.* 36), à sa face interne, sous un angle très aigu.

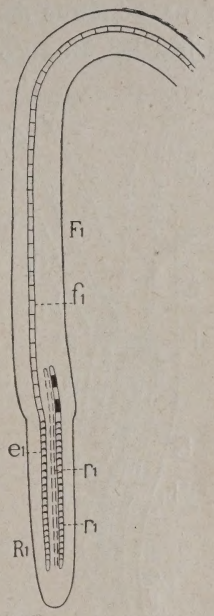

Fig. 35. — *Cordyline calocoma*. Coupe longitudinale au premier stade; f_1, faisceau phyllaire de la première phyllorhize; e_1, son faisceau radiculaire externe; r_1, r_1, ses faisceaux radiculaires internes.

Dans cette figure et dans les suivantes, les faisceaux représentés par deux traits discontinus sont situés en arrière du plan médian ou plan de la figure; les autres sont situés soit dans ce plan, soit en avant.

La phyllorhize nouvelle n'est donc pas disposée transversalement, par rapport à la précédente, comme dans l'*Alisma Plantago*. Elle est accolée à sa face interne, ainsi que cela a lieu dans le *Ceratopteris* et dans le *Polypodium*. Seulement, l'accolement est ici plus profond pour la raison suivante. Chez les Cryptogames, le massif de méristème initial est situé à la surface de la feuille où il forme un mamelon saillant, de sorte que la rhize, produite par ce méristème,

traverse la partie inférieure du mamelon et sort au dehors, sans pénétrer dans les tissus de la phylle précédente. Chez les Monocotylédones, le méristème initial ne fait pas saillie à la surface de la phylle ; il en résulte que la rhize de la phyllorhize nouvelle a une origine profonde par rapport à cette surface, et est, par suite, obligée de faire un trajet dans l'épaisseur de cette phylle avant de se montrer au dehors.

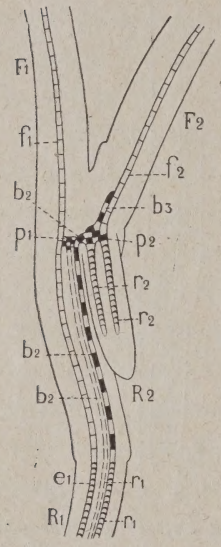

Fig. 36. — *C. calocoma.* Deuxième stade ; p_1, plexus caulaire de la première phyllorhize ; f_2, faisceau phyllaire médian de la deuxième phyllorhize ; r_2, r_2, deux de ses faisceaux radiculaires ; b_2, son faisceau intercaulaire ; p_2, son plexus intercaulaire.

Pendant le deuxième stade du développement, de nouveaux vaisseaux se différencient en un plexus caulaire (p_1, *fig.* 36) qui relie entre eux les trois cordons vasculaires et est d'autre part relié par le faisceau intercaulaire (b_2, *fig.* 36) au plexus (p_2, *fig.* 36) de la phyllorhize nouvelle différencié à peu de distance du premier. De ce deuxième plexus partent trois faisceaux phyllaires : un médian (f_2, *fig.* 36), et deux latéraux non représentés dans la figure. Ces faisceaux phyllaires s'infléchissent vers le haut pour suivre le développement foliaire, tandis que les faisceaux radiculaires qui leur correspondent sont au nombre de six. Ces faisceaux radiculaires dont deux seulement sont représentés (r_2, r_2, *fig.* 36) partent du deuxième plexus

en suivant d'abord des directions différentes, puis tous ensemble prennent une direction sensiblement opposée aux faisceaux phyllaires en se répartissant suivant un cercle régulier, ainsi que le montre la coupe transversale de la deuxième rhize (R_2, *fig.* 38).

Le massif initial, soulevé maintenant par la deuxième caule, donne naissance à la troisième phylle (F_3, *fig.* 37) qui s'élève à la face interne de la précédente. Il produit ensuite la troisième rhize (R_3, *fig.* 37) qui s'enfonce en direction opposée, traverse les tissus des deux premières caules avant de sortir à la face externe de la première. Dans cette phyllorhize nouvelle, les vaisseaux se différencient d'une part en trois faisceaux phyllaires : l'un médian (f_3, *fig.* 37), les deux autres latéraux ; d'autre part, en faisceaux radiculaires (r_3, r_3, *fig.* 37) dont le nombre s'élève ordinairement à plus de 10. D'autres vaisseaux courts se différencient en un plexus caulaire (p_3, *fig.* 37) et relient entre eux les faisceaux phyllaires et les faisceaux radiculaires, tandis que ce plexus est lui-même uni au plexus précédent par d'autres vaisseaux qui constituent le faisceau intercaulaire (b_3, *fig.* 37) correspondant. Nous voyons que le système vasculaire de la troisième phyllorhize présente une complication notable. Il est aisé

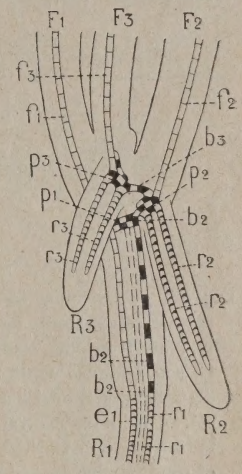

Fig. 37. — *C. calocoma.* Troisième stade ; f_3, faisceau phyllaire médian de la troisième phyllorhize ; r_3, r_3, deux de ses faisceaux radiculaires ; p_3, son plexus caulaire ; b_3, son faisceau intercaulaire.

de constater la progression vasculaire dans les phyllorhizes successives en faisant une coupe transversale de la première caule à la fin du troisième stade.

Nous avons reproduit la figure très schématisée d'une telle coupe faite dans une *Cordyline* voisine. On peut voir que cette première caule (F_1, *fig.* 38) a un cylindre central (C_1, *fig.* 38) dans lequel on peut reconnaître encore quatre faisceaux vasculaires ; tandis que la deuxième rhize (R_1, *fig.* 38) possède dans son cylindre central (C_2, *fig.* 38) dix faisceaux vasculaires. Enfin, la troisième rhize (R_3, *fig.* 38) offre un cylindre central (C_3, *fig.* 38) pourvu de quinze faisceaux vasculaires.

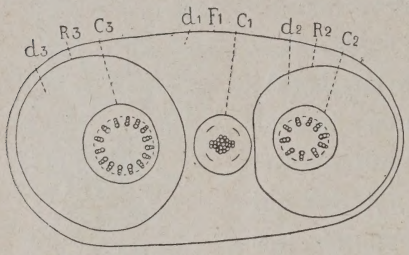

Fig. 38. — *Cordyline indivisa.* Coupe transversale schématisée de la première caule F_1, au troisième stade ; *d*, son écorce ; C_1 son cylindre central ; R_2, rhize de la deuxième phyllorhize avec son écorce ; d_2 et son cylindre central C_2 ; R_3, rhize de la troisième phyllorhize avec son écorce d_3 et son cylindre central C_3.

Cette progression vasculaire des phyllorhizes successives, qui prennent naissance à des niveaux très peu distants, rend de plus en plus difficile la distinction des différents systèmes correspondant à chaque phyllorhize nouvelle, dans l'ensemble produit par les bases phyllaires fusionnées.

10. — L'appareil vasculaire d'une Dicotylédone est constitué par la formation de systèmes élémentaires dont les deux premiers sont simultanés.

Chez une Dicotylédone (*Iberis umbellata*), le massif ini-

tial issu de l'œuf produit simultanément, comme nous savons, deux phyllorhizes fusionnées dès l'origine, à l'exception de leurs sommets. Ces sommets s'accroissent séparément et deviennent les cotylédons ou premières feuilles (F_1, F_1, *fig.* 39), tandis que les caules fusionnées deviennent la base de la tige ou hypocotyle, prolongée inférieurement par la racine commune (R, *fig.* 19).

A l'intérieur de chacune de ces phyllorhizes, on voit apparaître un faisceau phyllaire (f_1, *fig.* 39) et un faisceau radiculaire (r_1, *fig.* 39). Ces deux faisceaux sont continués directement l'un par l'autre formant ensemble un cordon vasculaire situé dans le plan médian de la phyllorhize et étendu dans toute sa longueur. La plantule à ce moment possède donc deux cordons vasculaires semblables et semblablement disposés par rapport au plan de séparation des deux phyllorhizes. Elle ne possède d'ailleurs aucune autre formation vasculaire. Chacun de ces cordons, composé d'une partie phyllaire et d'une partie radiculaire, représente par conséquent le système vasculaire élémentaire correspondant à l'une des premières phyllorhizes, et ces deux systèmes élémentaires demeurent complètement séparés l'un de l'autre pendant le premier stade de développement.

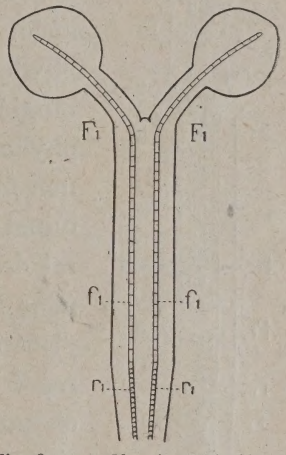

Fig. 39. — *Iberis umbellata.* Coupe longitudinale au premier stade; f_1, faisceau phyllaire de la première phyllorhize; r_1, son faisceau radiculaire.

Au début du deuxième stade, la portion du massif primitif demeurée à l'état de méristème a été soulevée par l'allongement des caules et se montre sous la forme d'un mamelon arrondi (O, *fig.* 19) situé entre les deux premières feuilles, au niveau de leur séparation.

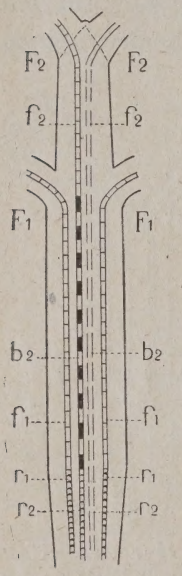

Fig. 40. — *I. umbellata.* Deuxième stade; f_2, faisceau phyllaire de la deuxième phyllorhize; b_2, son faisceau intercaulaire; r_2, son faisceau radiculaire.

Si l'on considère la moitié de ce mamelon qui correspond à chacune des phyllorhizes, on constate que cette moitié est située, par rapport à cette phyllorhize, à la base interne de sa portion foliaire. Cette moitié du mamelon initial représente donc le bourgeon latéral de la première phyllorhize tel que nous l'avons rencontré chez les autres plantes, de sorte que le mamelon entier représente deux bourgeons latéraux unis en un seul qui a pris l'aspect et la situation du bourgeon terminal. Ce bourgeon terminal donne naissance à deux phyllorhizes simultanées disposées en croix avec les précédentes. Ces phyllorhizes accroissent séparément les sommets de leurs phylles qui deviennent les deuxièmes feuilles (F_2, F_2, *fig.* 40); tandis que leurs bases fusionnées s'accroissent ensemble et forment le prolongement de la tige.

Dans ces phyllorhizes nouvelles, ainsi que dans les suivantes, la portion radiculaire ne se forme pas, comme nous l'avons déjà constaté. Toutefois, à chaque phyllorhize

produite correspond une différenciation d'éléments conducteurs qui peut être suivie, depuis la base du faisceau phyllaire de cette phyllorhize, jusque dans la racine commune. Les éléments conducteurs différenciés ainsi aux dépens des caules précédentes représentent les faisceaux intercaulaires, et les éléments conducteurs différenciés aux dépens de la racine représentent les faisceaux radiculaires.

Dans chacune des deuxièmes phyllorhizes apparaît un faisceau vasculaire (f_2, *fig.* 40) situé dans son plan médian et allant de sa base jusqu'à l'extrémité de sa feuille. Ce faisceau phyllaire est continué inférieurement par un faisceau intercaulaire (b_2, *fig.* 40) qui parcourt toute la hauteur des premières caules et est continué à son tour par un faisceau radiculaire (r_2, *fig.* 40) situé à égale distance des deux premiers. A chaque phyllorhize correspond donc un système vasculaire élémentaire comprenant un faisceau phyllaire, un faisceau intercaulaire et un faisceau radiculaire.

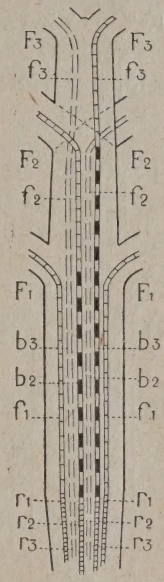

Fig. 41. — *I. umbellata.* Troisième stade; f_3, faisceau phyllaire de la troisième phyllorhize; b_3, son faisceau intercaulaire; r_3, son faisceau radiculaire.

Au troisième stade, le mamelon initial soulevé par l'allongement des deuxièmes caules produit simultanément deux autres phyllorhizes disposées en croix avec les précédentes, par conséquent superposées aux deux premières feuilles. Ces troisièmes phyllorhizes accroissent en commun leurs caules fusion-

nées et prolongent la tige, tandis que leurs sommets se développent séparément et deviennent les troisièmes feuilles (F_3, *fig.* 41). A l'intérieur de chaque phyllorhize nouvelle se différencie un faisceau phyllaire (f_3, *fig.* 41) situé dans son plan médian et étendu dans toute sa longueur.

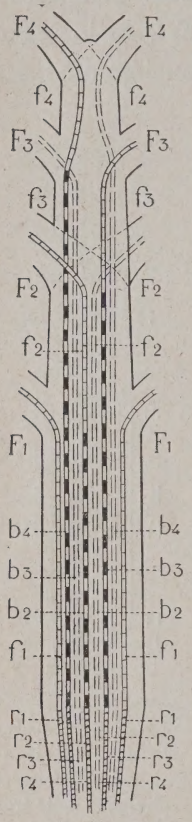

Fig. 42. — *I. umbellata.* Quatrième stade; f_4, faisceau phyllaire d'une quatrième phyllorhize; b_4, son faisceau intercaulaire; r_4, son faisceau radiculaire.

Ce faisceau phyllaire est continué inférieurement par un faisceau intercaulaire (b_3, *fig.* 41) qui parcourt la hauteur des deuxièmes et des premières caules en déviant latéralement de façon à se trouver distant du premier faisceau phyllaire f_1. Ce faisceau intercaulaire est continué lui-même par un faisceau radiculaire (r_3, *fig.* 41) situé entre le premier faisceau (r_1) et le deuxième faisceau r_2. A chacune de ces phyllorhizes nouvelles correspond donc un système vasculaire élémentaire comprenant un faisceau phyllaire, un faisceau intercaulaire et un faisceau radiculaire.

Au quatrième stade, le mamelon initial, soulevé par l'allongement des troisièmes caules, donne naissance à deux phyllorhizes qui ne sont plus simultanées, car l'une d'entre elles montre d'ordinaire une légère avance sur l'autre.

Toutefois elles sont encore assez exactement disposées en croix avec les précédentes et superposées par conséquent aux deuxièmes feuilles. Ces quatrièmes phyllorhizes accroissent séparément leurs sommets qui deviennent les quatrièmes feuilles (F_4, F_4, *fig.* 42), tandis que leurs bases fusionnées s'accroissent ensemble et constituent le prolongement de la tige. A l'intérieur de chaque phyllorhize nouvelle apparaît un faisceau phyllaire (f_4, *fig.* 42) situé dans son plan médian et étendu dans toute sa longueur. Ce faisceau phyllaire est continué inférieurement par un faisceau intercaulaire (b_4, *fig.* 42) qui parcourt la hauteur des troisièmes, des deuxièmes et des premières caules pour être continué lui-même par un faisceau radiculaire (r_4, *fig.* 42). En général, le faisceau intercaulaire b_4 subit dans son trajet une déviation latérale de façon à se trouver également distant des faisceaux f_1 et b_2 correspondant à la première feuille et à la deuxième.

Au cinquième stade et aux stades suivants, le mamelon initial produit de nouvelles phyllorhizes qui deviennent autant de feuille nouvelles, en même temps qu'elles contribuent par leurs caules à l'édification de la tige. Ainsi se poursuit, jusqu'à son achèvement, le développement de cette plante, et à chaque phyllorhize correspond toujours un système vasculaire élémentaire comprenant une partie phyllaire, une partie intercaulaire et une partie radiculaire.

11. — L'apparition de feuilles nouvelles est accompagnée de la différenciation de nouveaux éléments conducteurs dans la tige et dans la racine.

Afin de montrer la concordance qui existe entre l'ap-

parition des faisceaux phyllaires successifs et la différenciation des faisceaux radiculaires qui leur correspondent, nous allons suivre la marche du développement vasculaire dans la partie inférieure des premières caules, c'est-à-dire dans la base de la tige, à l'aide de coupes transversales faites à ce niveau chez des plantes de plus en plus âgées.

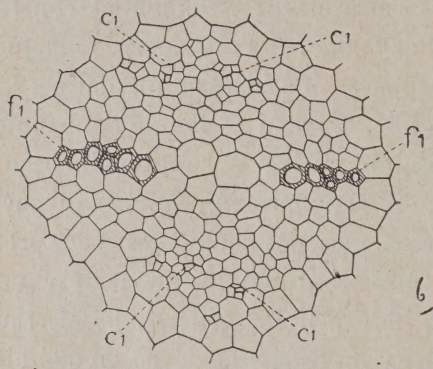

Fig. 43. — *I. umbellata.* Partie centrale d'une coupe transversale des deux premières caules, faite au voisinage de la racine pendant le premier stade; f_1, faisceau phyllaire de la première phyllorhize en alternance avec les deux demi-faisceaux criblés c_1, c_1 de cette phyllorhize.

Au premier stade, nous constatons la présence de deux faisceaux vasculaires (f_1 et f_1, *fig.* 43) en alternance avec deux arcs criblés (c_1 c_1 et c_1 c_1, *fig.* 43). Chaque arc criblé représente la base de deux demi-faisceaux phyllaires criblés (c_1 et c_1) dont l'un appartient à la phyllorhize droite; l'autre appartenant à la phyllorhize gauche. Cet arc criblé est lui-même continué, dans la racine, par un arc criblé radiculaire pareillement disposé. Chaque faisceau vasculaire (f_1) représente la base d'un premier faisceau phyllaire vasculaire et est continué directement, dans la racine, par un faisceau vasculaire alterne qui lui correspond exactement, représentant le faisceau radiculaire de la première feuille.

Durant le deuxième stade, la différenciation vasculaire

poursuit sa marche en direction centripète, de sorte que les nouveaux vaisseaux se rencontrent au centre, et l'on a maintenant une bande vasculaire diamétrale. Dès lors, la différenciation se fait en direction centrifuge et les nouveaux vaisseaux apparaissent de part et d'autre des derniers vaisseaux centripètes. Ces vaisseaux nouveaux (f_2 et f_2, *fig.* 44), avec les nouveaux tubes criblés (c_2 et c_2 *fig.* 44) qui leur sont superposés, forment deux groupes cribro-vasculaires représentant les bases des faisceaux intercaulaires des deuxièmes feuilles. Chacun des deux groupes ainsi constitués est continué directement, dans la racine, par une formation radiculaire qui lui correspond exactement et s'est différenciée d'une manière identique, représentant le faisceau radiculaire de la deuxième feuille.

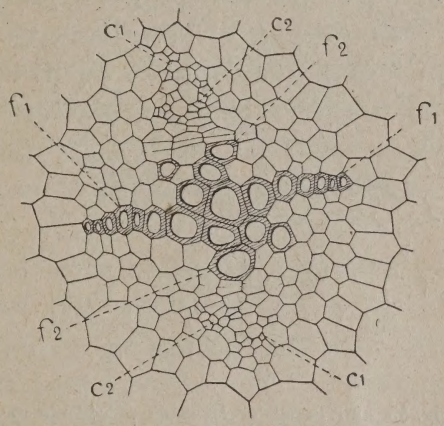

Fig. 44. — *I. umbellata.* La coupe précédente au deuxième stade; f_2, faisceau intercaulaire de la deuxième phyllorhize avec les éléments criblés superposés c_2 qui lui correspondent.

Après le deuxième stade, de nouveaux vaisseaux se différencient de proche en proche et constituent, avec les nouveaux tubes criblés qui leur sont superposés, d'autres groupes cribro-vasculaires représentant les bases des faisceaux intercaulaires suivants. Ainsi, les vaisseaux (f_3 et f_3,

fig. 45), avec les tubes criblés superposés (c_3 et c_3, *fig.* 45) forment deux groupes cribro-vasculaires représentant les bases des faisceaux intercaulaires des troisièmes feuilles; tandis que les vaisseaux (f_4 et f_4, *fig.* 45), avec les tubes criblés superposés (c_4 et c_4, *fig.* 45), forment deux autres groupes cribro-vasculaires qui représentent les bases des faisceaux intercaulaires des quatrièmes feuilles. Les groupes ainsi constitués sont continués directement, dans la racine, par des formations radiculaires qui leur correspondent exactement et se sont différenciées d'une manière identique, représentant, les unes, les faisceaux radiculaires des troisièmes feuilles; les autres les faisceaux radiculaires des quatrièmes feuilles.

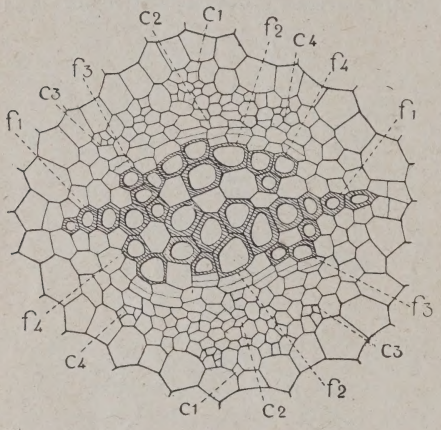

Fig. 45. — *I. umbellata.* La coupe précédente au quatrième stade; f_3, faisceau intercaulaire de la troisième phyllorhize avec les éléments criblés superposés c_3 qui lui correspondent; f_4, faisceau intercaulaire de la quatrième phyllorhize avec les éléments criblés superposés c_4 qui lui correspondent.

L'appareil vasculaire de la plante, considérée à cet état de son développement, est donc constitué par huit systèmes élémentaires correspondant chacun à l'une des huit feuilles qu'elle possède. Chaque système élémentaire peut être envisagé à son tour comme un cordon allant de

la feuille à la racine et comprenant une partie phyllaire, une partie intercaulaire et une partie radiculaire. Les cordons des dernières feuilles sont d'autant plus nettement séparés qu'on les examine plus près de la feuille à laquelle ils correspondent. A mesure qu'on descend en s'éloignant des dernières feuilles, le nombre des cordons augmente et la distance qui les sépare l'un de l'autre diminue. A un certain niveau des premières caules, ces huit cordons arrivent même à se toucher latéralement, formant ensemble un anneau. Plus bas encore, leur rapprochement s'exagère, de sorte qu'ils se touchent au centre et forment ensemble un cercle complet qui est continué, tel quel, dans la racine.

Quand les cordons conducteurs sont arrivés à constituer ainsi un anneau ou un cercle, il semble que de nouveaux cordons ne pourront plus trouver place pour s'intercaler entre les précédents, comme cela avait lieu pendant les premiers stades du développement, et l'on se demandera peut-être comment les cordons des feuilles suivantes seront continués directement dans la racine.

Nous ferons remarquer d'abord que chacun des cordons déjà décrits est susceptible de poursuivre indéfiniment sa croissance en épaisseur, grâce à l'assise génératrice qu'il possède dans toute sa longueur, entre ses éléments vasculaires et ses éléments criblés. Ensuite, il nous suffira d'indiquer, d'une manière générale, la disposition offerte par l'un des nouveaux cordons, pour faire comprendre comment la continuité vasculaire se trouve toujours réalisée.

Les nouveaux cordons ne descendent plus isolément jusque dans les premières caules. Chacun des nouveaux faisceaux intercaulaires s'accole à l'un des faisceaux intercaulaires plus anciens, contribuant ainsi à son épaississement et l'accompagnant jusqu'à la racine. Ce faisceau intercaulaire nouveau est lui-même continué, dans la racine, par un faisceau radiculaire qui lui correspond exactement et contribue à l'épaississement de la racine. Chaque système élémentaire correspondant à une feuille nouvelle est donc formé d'une partie phyllaire, d'une partie intercaulaire et d'une partie radiculaire.

Un certain nombre de ces systèmes élémentaires sont unis l'un à l'autre par leurs parties intercaulaires de façon à constituer un groupe sympodique. Chaque groupe sympodique se compose d'un tronc radiculaire, d'un tronc intercaulaire et de faisceaux phyllaires. A la base de la tige, le tronc comprend tous les faisceaux intercaulaires qui entrent dans le groupement sympodique et est continué, dans la racine, par un tronc radiculaire comprenant le même nombre de faisceaux radiculaires. A mesure qu'on s'élève, le faisceau intercaulaire le plus ancien se détache du tronc pour être continué isolément par le faisceau phyllaire qui lui correspond, de sorte, qu'au sommet, le tronc intercaulaire se réduit à un seul faisceau qui est continué par le faisceau phyllaire le plus récent. L'ensemble des groupements sympodiques ainsi formés constitue le système conducteur entier de cette plante qui résulte, comme on voit, de la production répétée des systèmes élémentaires correspondant à autant de phyllorhizes.

12. — Une Conifère est constituée par la formation de phyllorhizes dont les premières, en nombre généralement supérieur à deux, sont simultanées.

Parmi les Conifères, nous choisirons comme premier exemple le *Cryptomeria japonica* qui est formé, au début, de trois phyllorhizes dont les bases phyllaires fusionnées sont continuées inférieurement par une racine commune, et supérieurement, chacune par une feuille séparée.

A l'intérieur de chaque phyllorhize se différencie un cordon vasculaire qui va de la pointe de la racine au sommet de la feuille. Cette plantule possède donc trois systèmes élémentaires semblables et correspondant chacun à l'une des phyllorhizes qui entrent dans sa constitution. Le massif initial qui a été soulevé par les bases foliaires, entre les trois premières feuilles, donne naissance à de nouvelles phyllorhizes qui accroissent ensemble leurs bases phyllaires fusionnées et différencient à leur intérieur un nouveau système vasculaire élémentaire, de sorte que le développement se poursuit comme chez les Dicotylédones.

Pour second exemple, prenons le *Pinus maritima* formé dès le début de cinq phyllorhizes dont les bases phyllaires fusionnées sont continuées inférieurement par une racine commune, et supérieurement, chacune par une feuille séparée et très allongée.

A l'intérieur de chaque phyllorhize, se différencie un cordon vasculaire qui va de la pointe de la racine au sommet de la feuille. Cette plantule possède donc cinq systèmes vasculaires élémentaires semblables et correspon-

dant chacun à l'une des phyllorhizes qui entrent dans sa constitution.

Le massif initial qui a été soulevé par les bases phyllaires, entre les cinq premières feuilles, produit de nouvelles phyllorhizes et le développement se poursuit comme dans les Dicotylédones.

Dans beaucoup de plantules de *Pinus maritima*, le développement ne s'accomplit pas avec cette régularité typique et présente une disproportion entre le nombre des feuilles séparées et le nombre des systèmes vasculaires élémentaires différenciés dans la tige et dans la racine. Nous avons opposé autrefois cette disproportion aux Phytonistes, parce qu'ils prétendent que la tige et la racine sont dérivées des feuilles, ayant alors pour seul but de montrer que cette dérivation est impossible, puisque le cordon vasculaire de la tige et de la racine est plus primitif que le cordon vasculaire de la feuille (1).

Examinons une plantule qui possède, par exemple, sept feuilles, alors que, dans sa racine, on trouve seulement quatre faisceaux vasculaires caractérisés chacun par un canal sécréteur entouré, vers l'intérieur, par les premiers vaisseaux. Chacun de ces faisceaux vasculaires est continué dans la tige et jusque dans la partie inférieure de la feuille qui lui correspond, en même temps que le canal sécréteur. Cette plantule présente donc quatre systèmes élémentaires semblables correspondant chacun à une phyllorhize ; par conséquent, les quatre phyllorhizes ainsi constituées représentent seules les premières phyl-

(1) Chauveaud Gustave, La théorie des phytons chez les Gymnospermes. *Compt. Rend. Acad. des Sc.*, 1902.

lorhizes ; tandis que les trois autres correspondent aux deuxièmes phyllorhizes des Dicotylédones. En effet, ces trois phyllorhizes sont représentées seulement par leurs feuilles et par leurs bases phyllaires qui ont d'ailleurs un allongement peu marqué parce que les premières et les deuxièmes phyllorhizes ne sont séparées, dans le temps, que par un intervalle très réduit. A l'intérieur de chacune de ces deuxièmes phyllorhizes se différencie un faisceau phyllaire qui est continué inférieurement par un faisceau intercaulaire formé d'éléments conducteurs superposés, comme chez l'*Iberis*. Ce faisceau intercaulaire est uni latéralement à l'un des faisceaux primitifs, et continué ensuite dans la racine par des éléments radiculaires également superposés.

13. — L'appareil vasculaire des Phanérogames présente une grande diversité.

Dans l'*Iberis umbellata*, chacune des phyllorhizes possède un seul cordon vasculaire et ce cordon demeure isolé sur une grande partie de sa longueur, au moins pour les huit premières phyllorhizes, de sorte que l'on peut suivre séparément chacun de leurs systèmes élémentaires et il est par suite très facile de constater que l'appareil vasculaire de la plante se constitue progressivement, par la formation répétée de ces systèmes élémentaires. C'est d'ailleurs en raison de la simplicité de son organisation vasculaire que cette plante a été prise pour exemple. Cette simplicité nous a permis de réaliser la description complète de l'organisation vasculaire d'une plantule et d'en donner par conséquent une idée très exacte.

Partant de cet exemple, on pourra maintenant aborder l'étude des autres Phanérogames dans lesquelles les phyllorhizes possèdent, soit un seul faisceau phyllaire, soit un nombre quelconque de faisceaux phyllaires. On constatera que le faisceau phyllaire, au lieu d'être continué isolément, peut s'unir au système précédent et constituer un groupement sympodique dès le début. On constatera aussi que les faisceaux phyllaires de la même phyllorhize peuvent se comporter de manières différentes. Tantôt les uns s'unissent aux cordons précédents, à un certain niveau, les autres s'unissant à un niveau différent. Tantôt, leur union se fait avec le même groupement sympodique, au lieu de se faire avec des groupements différents. Enfin, il peut se produire de très bonne heure un accolement latéral de ces systèmes élémentaires déjà compliqués qui forment ensemble un anneau dont l'épaississement se poursuit graduellement par la production de formations secondaires illimitées. A l'apparition de feuilles nouvelles correspond toujours une formation d'éléments conducteurs nouveaux, dans les bases phyllaires et dans la racine, de sorte que, dans tous les cas, il s'établit un système élémentaire correspondant à chaque phyllorhize. Ces systèmes élémentaires sont susceptibles de présenter une grande complication, comme on l'observe aisément dans certaines plantes à feuilles très développées, tandis que leur groupement peut offrir en outre de nombreuses modalités. Il n'est donc pas nécessaire d'insister davantage pour faire admettre que l'appareil conducteur entier peut atteindre une complexité très grande, avec une étendue considérable, et qu'on trouve une diversité in-

finie, depuis la disposition fort simple de l'*Iberis*, jusqu'à l'organisation la plus compliquée des plantes arborescentes.

h. — DÉFINITION NOUVELLE DE LA TIGE

L'étude de l'appareil vasculaire confirme donc l'existence de l'unité fondamentale ou phyllorhize composée d'une partie phyllaire et d'une partie rhizaire ou radiculaire.

La partie radiculaire conserve en général un aspect qui la rend reconnaissable et ne paraît pas susceptible de recevoir une définition nouvelle. Toutefois, nous devons faire remarquer qu'on désigne sous le même nom de racine une formation qui peut présenter une variation considérable.

Ainsi, on appelle racine la partie radiculaire d'une phyllorhize qui correspond entièrement à sa partie phyllaire, comme dans les exemples que nous avons décrits.

On appelle aussi racine la partie radiculaire d'une phyllorhize qui correspond à une partie seulement de sa phylle, de sorte que cette même phylle peut posséder plusieurs racines, comme on le voit dans une Jacinthe (*Hyacinthus*).

Enfin, on appelle également racine une partie radiculaire qui correspond à un grand nombre de phyllorhizes, comme cela a lieu dans l'*Iberis* où toutes les phylles qui entrent dans la constitution de la plante ont une racine unique.

C'est pourquoi nous avons appelé de préférence rhize la portion radiculaire de la phyllorhize chez les Cryptogames et les Monocotylédones, afin de réserver le nom de racine à la partie radiculaire des phyllorhizes chez les Gymnospermes et les Dicotylédones.

La partie phyllaire subit de son côté une transformation telle que la constitution de la tige et de la feuille se trouve réalisée à ses dépens. Pour tenir compte de cette transformation, nous avons essayé d'interpréter les différentes parties de la plante conformément à l'ontogénie, tout en conservant autant que possible leur appellation primitive.

Nous avons donc conservé le nom de feuille à la portion terminale ou libre de la phylle, tandis que nous donnions le nom de caule à sa portion basilaire ou fusionnée.

Enfin, conservant également le nom de tige, nous l'appliquons non seulement à la première caule qui correspond à une seule phyllorhize, mais encore à l'ensemble des caules, quel que soit le nombre des phyllorhizes auquel cet ensemble correspond.

14. — La tige présente un épaississement progressif.

Chez les Phanérogames, la tige s'épaissit par la formation de nouveaux faisceaux ou par l'accroissement des faisceaux anciens à mesure qu'il apparaît des feuilles nouvelles. Ainsi, dans l'*Iberis*, par exemple, à chaque feuille nouvelle correspond un faisceau intercaulaire qui s'ajoute aux précédents et contribue à produire l'épaississement progressif de la tige. Plus tard, ces faisceaux intercaulaires eux-mêmes s'accroissent par la formation d'éléments nouveaux correspondant à l'apparition de nouvelles feuilles.

Chez les Cryptogames, la tige s'épaissit à mesure que les feuilles se forment en plus grand nombre et sa constitution vasculaire devient de plus en plus complexe. Pour s'en rendre compte aisément, il faut se rappeler que les premières phyllorhizes de ces plantes sont insérées à des niveaux nettement étagés l'un au-dessus de l'autre, de sorte que leurs plexus vasculaires pareillement étagés se trouvent reliés l'un à l'autre par un faisceau intercaulaire presque vertical. Au contraire, les phyllorhizes ultérieures sont disposées côte à côte, en nombre souvent très grand, autour du mamelon initial, de façon que deux phyllorhizes successives sont situées à deux niveaux très peu différents, et il en est de même de leurs plexus, aussi les faisceaux intercaulaires qui vont de l'un à l'autre sont réduits à un parcours presque horizontal. Le nombre des plexus formés ainsi côte à côte est d'autant plus grand que les phyllorhizes contemporaines sont elles-mêmes plus nombreuses, c'est-à-dire que le développement se montre plus condensé et plus accéléré. Il en résulte que ces caules contemporaines sont non plus superposées l'une à l'autre, mais accolées ensemble de façon à constituer un prolongement de la tige de plus en plus épais.

15. — L'épaississement progressif présente à la base de la tige son minimum, chez la plupart des Cryptogames ; tandis qu'il présente au contraire son maximum chez la plupart des Phanérogames.

D'après son mode de formation, la tige d'une Cryptogame est constituée à la base par la portion basilaire d'une seule phylle. C'est seulement dans la suite du déve-

loppement que plusieurs phyllorhizes prennent naissance à des niveaux si peu différents qu'elles allongent ensemble leurs caules pour constituer un prolongement de la tige d'autant plus épais qu'il représente un plus grand nombre de bases phyllaires et que ces bases offrent elles-mêmes un plus grand développement. C'est pourquoi une coupe tranversale faite à la partie inférieure de la tige présente une seule caule avec un plexus unique et très simple ; tandis qu'une coupe tranversale, faite dans sa partie supérieure, présente plusieurs caules avec autant de plexus et de faisceaux intercaulaires qui se montrent d'ailleurs les uns et les autres d'autant plus compliqués qu'ils correspondent à des phyllorhizes plus différenciées.

Chez les Phanérogames, qui possèdent une racine unique, tous les faisceaux foliaires sont représentés, dans la base de la tige, par des éléments conducteurs qui les relient à cette racine. Par conséquent, c'est à la partie inférieure de la tige que les éléments conducteurs se trouvent en plus grand nombre et produisent, par suite, l'épaississement le plus considérable. A mesure qu'on s'élève dans la tige, pour s'éloigner de sa base, on constate, que le nombre des systèmes élémentaires représentés est de moins en moins grand et, vers le sommet de la tige, il se réduit au nombre des feuilles récemment apparues.

16. — L'épaississement de la tige s'accroît tantôt de façon progressive et indéfinie ; tantôt de façon progressive mais définie.

Il existe des plantes où l'épaississement de la tige se

poursuit pendant la vie entière et se montre par conséquent indéfini, ainsi qu'on l'observe aisément non seulement chez les Phanérogames, mais encore chez un grand nombre de Cryptogames. Dans ces dernières plantes, la condensation et l'accélération du développement se manifestent souvent, de telle sorte que la tige s'accroît toujours en épaisseur, en même temps qu'augmente le nombre des plexus vasculaires correspondant à un même plan horizontal. Par conséquent, la complication de cette tige devient de plus en plus grande et il devient difficile de donner une description complète de sa constitution vasculaire. Cette constitution varie, en effet, à chaque niveau et le nombre des systèmes élémentaires qui entrent dans la composition des nouveaux prolongements de la tige s'accroît à mesure qu'on s'élève. On ne peut donc pas décrire tous les états qui correspondent aux différents niveaux, mais on peut caractériser ces tiges en disant que leur épaississement et leur complexité vasculaire s'accroissent de façon progressive et indéfinie, comme on en voit des exemples chez les *Aspidium*, les *Scolopendrium*, les *Cyathea*, etc.

Dans d'autres cas, l'épaississement de la tige et sa complexité vasculaire s'accroissent seulement pendant une première période du développement. Ensuite, la distance qui sépare, dans le temps et dans l'espace, les phyllorhizes successives demeure constante et il en est ainsi de leur taille et de leur différenciation. Durant cette seconde période, la croissance se poursuit d'une allure uniforme qui peut d'ailleurs se maintenir pendant un temps plus ou moins long. De nouvelles phyllorhizes

prennent naissance et la tige résultant de la fusion de leurs caules s'allonge, en conservant la même épaisseur, tandis que sa complexité vasculaire demeure sans changement notable. Cette tige peut atteindre une longueur très grande et ne présenter dans toute sa longueur aucune variation appréciable. Nous distinguerons ce second type de tige en disant que son épaississement et sa complexité vasculaire ne sont progressifs que pendant une période limitée du développement ; et, pour en donner un exemple, nous citerons un *Polypodium* ou un *Pteris*.

17. — La feuille et la caule présentent dans leur développement relatif une grande variation.

En général, la feuille présente vis-à-vis de la caule une prépondérance très grande et la plante offre un certain aspect, tel qu'on peut l'observer, chez une Fougère, par exemple ; mais parfois la feuille présente un développement relativement très réduit et la plante revêt alors un aspect fort différent, tel qu'on le voit chez un Lycopode. Entre ces deux cas extrêmes, il existe tous les intermédiaires qui réalisent par conséquent les aspects les plus divers.

Ces variations morphologiques s'accompagnent de variations structurales, de telle sorte que la constitution vasculaire des différentes plantes possède, par ce seul fait, une grande diversité. Or, c'est dans la tige que s'établit l'union et aussi la coordination des diverses parties des systèmes conducteurs élémentaires. Il est donc naturel que la diversité vasculaire se manifeste au plus haut degré dans cette partie commune de la plante. Cette diversité a causé cependant de la surprise et un certain

embarras aux anatomistes qui attribuaient à la tige une origine primordiale et une individualité complète. Par une inconséquence assez curieuse, ils accordaient en même temps une individualité aux faisceaux conducteurs et, suivant l'exemple donné par de Bary, ils s'appliquaient à décrire la « course des faisceaux » dans la tige. Ils remarquèrent ainsi un certain nombre de dispositions qui offraient à leurs yeux une importance suffisante pour constituer autant de types caractéristiques. Ces types étaient en nombre variable suivant les auteurs qui les décrivaient d'abord dans un ordre quelconque.

Ensuite, on chercha à expliquer l'origine de ces différents types de structure et à les faire dériver les uns des autres, ce qui donna naissance à un certain nombre d'interprétations. Chaque interprétation nouvelle fut même accompagnée d'une terminologie correspondante, de telle sorte que les descriptions de la tige exigent actuellement, pour être comprises, la connaissance de termes spéciaux dont la nomenclature complète est devenue considérable.

La description de ces types n'a pas pour nous une importance fondamentale, puisqu'ils correspondent simplement à des arrangements différents des divers systèmes conducteurs élémentaires. Or, chacun de ces systèmes comprend une partie foliaire, une partie caulaire et une partie radiculaire. Ces parties offrent des variations qui se montrent, comme nous savons, étroitement liées avec les variations morphologiques de la feuille, de la caule et de la racine. Ainsi, quand la feuille présente vis-à-vis de la caule une prépondérance très grande, la partie foliaire du

système élémentaire possède un développement correspondant et sa corrélation avec la partie caulaire du même système est très évidente. Il en résulte que si l'on envisage l'appareil vasculaire entier, c'est-à-dire l'ensemble des systèmes élémentaires de la plante, on constate la dépendance évidente qui existe entre leurs parties foliaires et leurs parties caulaires. C'est cette dépendance manifeste que l'on traduit en disant : Le cylindre central de la tige est modifié par le départ ou l'arrivée des faisceaux foliaires.

Quand la feuille présente au contraire un développement très réduit, la partie vasculaire qui lui correspond possède un développement qui peut être assez faible pour que sa corrélation avec la partie caulaire du même système élémentaire soit peu appréciable. Il en résulte que, si l'on envisage l'ensemble des systèmes élémentaires, on ne constate plus une dépendance évidente entre leurs parties foliaires et leurs parties caulaires. C'est cette indépendance apparente que l'on traduit en disant : Le cylindre central de la tige n'est pas modifié par le départ ou l'arrivée des faisceaux foliaires.

Ces deux états se montrent reliés l'un à l'autre par de nombreux états intermédiaires, le développement relatif de la feuille et de la caule présentant comme nous venons de l'indiquer une très grande diversité.

18. — La prépondérance de la feuille a produit les plantes macrophylles ou Pteropsida ; tandis que la prépondérance de la caule a produit les plantes microphylles ou Lycopsida.

Les deux cas extrêmes qui correspondent à la prépon-

dérance relative de la feuille et à la prépondérance relative de la caule ont été invoqués par le Dr Jeffrey pour établir, dans les plantes vasculaires, deux grands groupes : les *Pteropsida* et les *Lycopsida*. Le premier comprend les plantes à feuilles très développées ou macrophylles ; tandis que le second comprend les plantes à feuilles moins développées ou microphylles. Désirant indiquer en même temps la constitution vasculaire de leur tige, Jeffrey a donné aux plantes du premier groupe le nom de *phyllosiphoniques* et aux plantes du second groupe le nom de *cladosiphoniques* (1).

Nous venons de dire que cette séparation est loin d'être absolue et l'on trouve, en effet, de nombreux intermédiaires pour passer de la plante phyllosiphonique la mieux caractérisée à une plante cladosiphonique quelconque. Dans ce passage, on constate que la feuille subit, par rapport à la caule, une réduction progressive, ce qui revient à dire que le fusionnement relatif des caules est de plus en plus grand.

C'est le terme extrême de ce fusionnement des caules qui est invoqué par les partisans des théories caulinaires pour prouver l'origine primitive de la tige, et son indépendance vis-à-vis des faisceaux foliaires (2). Mais si l'on admettait, avec eux, cette origine de la tige chez les *Lycopsida*, alors que son origine foliaire, chez les *Pteropsida*, a été démontrée par l'observation directe, il reste-

(1) Jeffrey E.-C., The structur and development of the stem in the Pteridophyta. *Philosophical Trans. of the Royal Soc. of London*, séries B, vol. 190, 1902.

(2) Bower F.-O., *The Origin of a Land flora*, p. 331.

rait à expliquer comment deux groupes reliés l'un à l'autre par des intermédiaires nombreux peuvent offrir une différence aussi fondamentale.

Il est plus simple et en même temps plus conforme aux faits d'attribuer à toutes les plantes à racine un mode de formation unique, en reconnaissant qu'il présente des degrés très divers d'accélération et de condensation.

i. — DE LA RAMIFICATION

Nous n'avons pas encore parlé de la production des tiges nouvelles qui constituent la *ramification* de la plante, parce que nous voulions la signaler après l'étude des Dicotylédones où on l'observe avec la plus grande fréquence.

Dans l'*Iberis umbellata*, par exemple, on voit, dans l'aisselle d'une feuille déjà décrite, une tige nouvelle prendre naissance de la manière suivante. Quelques cellules dérivées du massif initial qui a produit les deux phyllorhizes situées au-dessus de l'aisselle foliaire considérée produisent deux phyllorhizes nouvelles. Ces deux phyllorhizes accroissent ensemble leurs caules qui représentent le début d'une tige nouvelle ou d'un rameau, tandis que leurs sommets développés séparément en deviennent les premières feuilles. Ce rameau est dirigé obliquement entre la feuille ancienne et la tige principale. Les cellules initiales soulevées par les deux caules nouvelles ont produit un massif qui donne naissance à deux autres phyllorhizes disposées en croix avec les précé-

dentes, de sorte que la formation se poursuit comme dans la tige principale. Cette formation peut se produire également à l'aisselle de chacune des feuilles de la tige principale. D'autre part, des tiges de troisième ordre peuvent aussi apparaître sur les rameaux précédents et, ainsi de suite, la répétition pouvant, dans certaines plantes, se manifester sans limite.

Le système vasculaire de ces formations nouvelles est composé de la même manière dans tous les cas. A chaque phyllorhize nouvelle correspond un système vasculaire élémentaire comprenant une partie phyllaire, une partie intercaulaire et une partie radiculaire. Seulement, tandis que les deux premiers faisceaux phyllaires de la plante sont unis directement aux faisceaux radiculaires, les deux premiers faisceaux phyllaires d'un rameau sont reliés par des vaisseaux courts au faisceau phyllaire de la phyllorhize axillaire. Ces vaisseaux qui épaississent beaucoup ce faisceau phyllaire sont continués eux-mêmes par des éléments conducteurs nouveaux, comme est continué le faisceau phyllaire jusqu'à la racine. Les systèmes élémentaires des autres phyllorhizes constituant le rameau sont reliés aux premiers faisceaux phyllaires de ce rameau, de la même manière que les faisceaux phyllaires du système principal sont reliés aux faisceaux qui les précèdent.

j. — L'UNITÉ FONDAMENTALE DU SYSTÈME CONDUCTEUR EST LE CONVERGENT

L'étude de l'*Iberis* nous a montré que l'appareil conducteur d'une jeune Dicotylédone est formé de deux

systèmes élémentaires semblables et semblablement disposés par rapport au plan de symétrie de la plantule. Dans le sommet des caules, chacun de ces systèmes se montre composé d'un faisceau vasculaire centripète (f_1, *fig.* 46) en alternance avec deux demi-faisceaux criblés

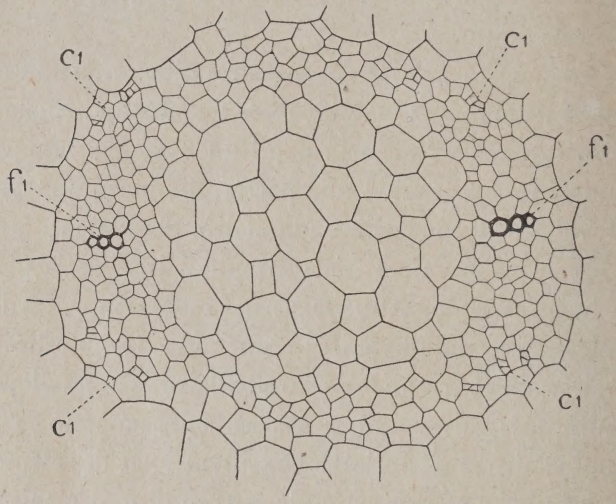

Fig. 46. — *I. umbellata.* Partie centrale d'une coupe transversale des deux premières caules, faite au voisinage de leur sommet pendant le premier stade; f_1, faisceau vasculaire centripète de la première phyllorhize en alternance avec deux demi-faisceaux criblés c_1, c_1 de la même phyllorhize.

(c_1, c_1, *fig.* 46), constituant une formation tout à fait caractéristique et d'une importance très grande. En effet, cette formation représente l'unité fondamentale du système conducteur des Phanérogames et, pour cette raison, nous la désignerons d'une manière spéciale en lui donnant le nom de *convergent*.

Si l'on descend, dans la plantule, à partir du sommet des premières caules, on voit chacun des demi-faisceaux

criblés d'un convergent se rapprocher du demi-faisceau criblé de l'autre convergent, qui lui correspond, et s'unir à lui, de façon à constituer un arc criblé qui se trouve situé à égale distance des deux faisceaux vasculaires et paraît appartenir en commun à l'un et à l'autre (c_1 c_1 et

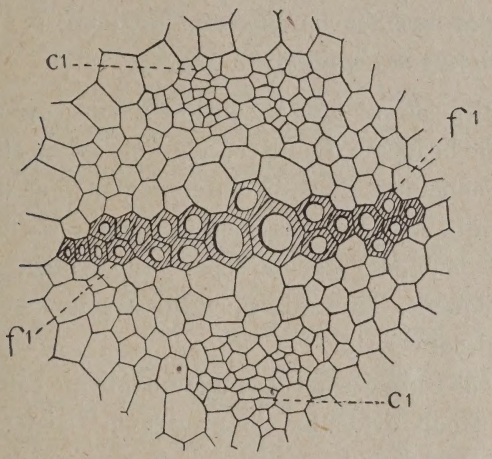

Fig. 47. — *I. umbellata.* Partie centrale d'une coupe transversale des deux premières caules, faite à peu de distance de la racine, à la fin du premier stade; f_1, faisceau vasculaire centripète de la première phyllorhize uni à l'autre et formant une bande vasculaire diamétrale en alternance avec les deux arcs criblés c_1, c_1.

c_1, c_1, *fig.* 43). Ensuite, on voit les deux faisceaux vasculaires eux-mêmes se rapprocher et continuer, d'autre part, à différencier de nouveaux vaisseaux centripètes, de manière à s'unir aussi l'un à l'autre au centre de l'espace qui primitivement les séparait, formant ensemble une bande vasculaire (f_1, f_1, *fig.* 47) disposée diamétralement entre les deux arcs criblés.

Désormais, les deux convergents sont unis non seule-

ment par leurs éléments criblés, mais aussi par leurs éléments vasculaires, et leur union est continuée jusqu'à la partie inférieure des caules et continuée également, telle quelle, dans la racine.

19. — Le système conducteur des Dicotylédones paraît avoir été formé primitivement de deux convergents complètement séparés.

Si la disposition, qui est continuée dans la racine, a été réalisée de la même manière, c'est-à-dire si elle résulte du rapprochement de deux convergents, nous devons en conclure que la racine des Dicotylédones possédait primitivement deux convergents séparés et qu'elle représente, par conséquent, deux rhizes primitives pourvues chacune d'un seul convergent.

Or, nous connaissons un fait qui confirme cette conclusion de façon évidente, en prouvant l'existence d'une Dicotylédone dans laquelle les deux convergents se montrent complètement séparés, aussi bien dans la racine que dans toute la hauteur des phylles.

Malheureusement, nous ne pouvons invoquer ce fait qu'en formulant à son sujet toute réserve, en raison des circonstances spéciales qui ont entravé sa découverte.

Parmi les nombreuses germinations qui nous furent fournies autrefois par le Service de la culture du Muséum, il y avait un lot composé d'une dizaine d'exemplaires et portant un nom (*Carum chaerophyllum*) qui ne correspond à aucune des espèces énumérées dans les catalogues. Ce sont précisément les exemplaires de ce lot qui présentent cette séparation exceptionnelle des convergents.

Quand nous eûmes l'occasion de les examiner et de constater leur structure, plusieurs années s'étaient écoulées depuis leur récolte. Pendant ce temps, le professeur de culture Maxime Cornu était mort et le personnel du Service des graines avait été en partie remplacé. C'est pourquoi, sans doute, on ne put obtenir aucun renseignement sur la provenance des graines qui avaient donné les germinations fournies sous le nom de *Carum chaerophyllum*, ni trouver aucune trace du semis lui-même ou des exemplaires vivants qui ont dû être cultivés. D'après son aspect et surtout d'après ses canaux sécréteurs péricycliques, la jeune plantule appartient vraisemblablement à la famille des Ombellifères, mais on ne peut pas jusqu'à présent lui appliquer une détermination plus précise.

Malgré cela, nous nous décidons à faire connaître sa structure, dans l'espoir d'attirer l'attention des observateurs et de provoquer des recherches qui établiront son identité. Son organisation est si caractéristique qu'il suffira du simple examen d'une coupe transversale de la racine pour voir si la plantule soumise à l'essai possède cette organisation et révèle par suite l'identité cherchée.

Pour répondre d'avance aux objections susceptibles d'être présentées, nous ajouterons que les plantules en question ne semblent pas relever de la tératologie, en raison de leur aspect extérieur tout à fait régulier, et qu'on ne peut pas davantage supposer une anomalie individuelle, parce que tous les exemplaires considérés possèdent exactement la même structure.

Au premier stade de son développement, notre plantule présente une racine longue et grêle avec une tige de dia-

mètre peu différent continuée par deux pétioles accolés si étroitement l'un à l'autre qu'ils paraissent former un long prolongement de la tige et s'élargissent seulement un peu dans la région qui correspond au limbe.

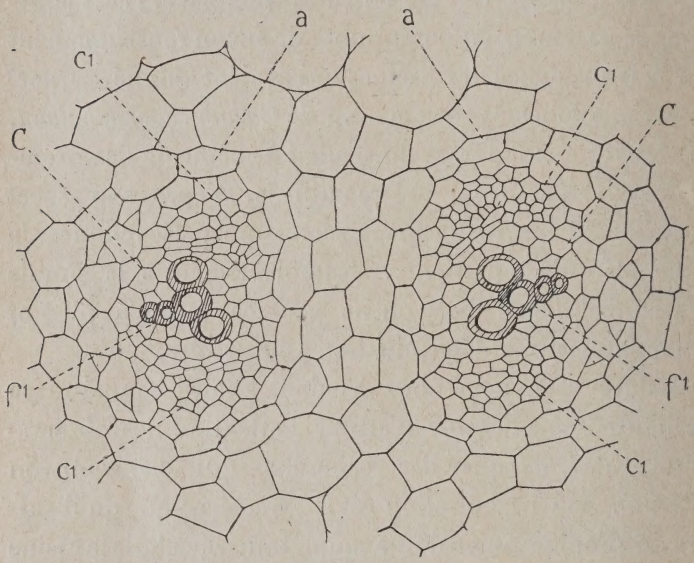

Fig. 48. — *Ombellifère* indéterminée. Partie centrale d'une coupe transversale des deux premières caules, au premier stade; C, cylindre central d'une phyllorhize limité par une assise de cellules à plissements endodermiques *a*; f_1. faisceau vasculaire centripète en alternance avec deux demi-faisceaux criblés c_1, c_1.

A son intérieur, on trouve deux cylindres (C,C, *fig.* 48) limités chacun par une assise de cellules à plissements endodermiques nettement caractérisés (*a*, *fig.* 48). Chaque cylindre comprend essentiellement un faisceau vasculaire centripète (f_1, *fig.* 48), en alternance avec deux demi-faisceaux criblés (c_1, c_1, *fig.* 48), c'est-à-dire un convergent. Le cylindre avec son convergent est continué du som-

met de la partie radiculaire au sommet de la partie foliaire. La plantule possède donc deux cylindres semblables et semblablement disposés par rapport au plan de séparation des deux phyllorhizes. Ces deux cylindres

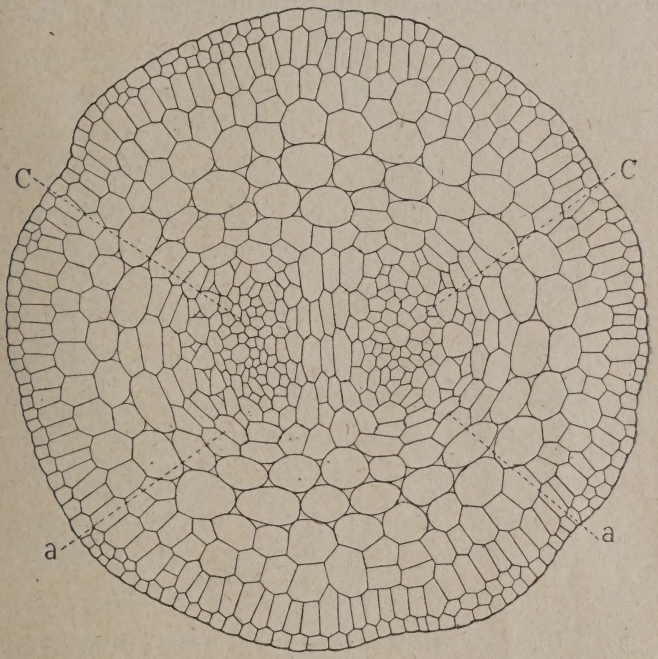

Fig. 49. — Coupe transversale de la racine de la même Ombellifère, faite à peu de distance du sommet; C, cylindre central de chaque phyllorhize limité par l'endoderme *a*; à son intérieur, le convergent n'est pas encore différencié.

sont complètement séparés dans toute leur longueur, aussi bien dans la partie radiculaire (C, C, *fig.* 49) que dans la partie phyllaire (C, C, *fig.* 48), et correspondent chacun à l'une des phyllorhizes à laquelle il paraît appartenir en propre, de sorte que chaque phyllorhize possède un

cylindre central avec son convergent, un sommet phyllaire, et même un sommet radiculaire. En effet, les coupes transversales de la racine montrent qu'il existe deux sommets végétatifs ou méristèmes terminaux nettement distincts (C, C, *fig.* 50) et séparés par un intervalle (V, *fig.* 50);

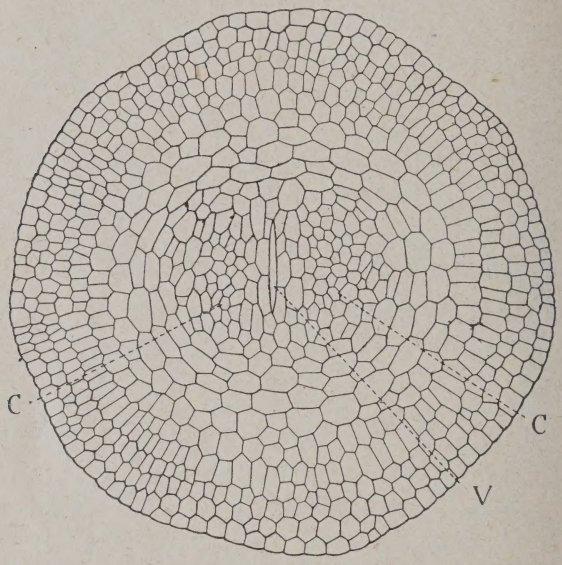

Fig. 50. — Coupe transversale de la même racine faite au sommet; chaque cylindre central C est séparé de l'autre par un intervalle V.

mais ces deux sommets sont entourés par une gaine commune formée de la coiffe et d'une partie de l'écorce, de telle manière que cette duplicité de la racine n'est pas visible extérieurement.

Telle est l'organisation exceptionnelle de cette plante. Elle représente le premier degré de fusionnement des deux phyllorhizes primitives qui sont unies l'une à l'autre

seulement par leur écorce, tandis que leur cylindre central ne prenant aucune part dans le fusionnement demeure complètement distinct et séparé dans toute sa longueur.

Cette organisation nous permet de mieux comprendre celle de l'*Iberis*. Nous y voyons, en effet, un stade plus avancé dans le fusionnement des phyllorhizes. Ce fusionnement est tel que les deux cylindres centraux sont réunis en un seul dans la racine et dans une partie de l'hypocotyle ; tandis que les deux convergents eux-mêmes, unis par leurs éléments criblés et aussi par leurs éléments vasculaires, ne se montrent séparés que dans le sommet de l'hypocotyle et au-dessus.

20. — Le rôle du convergent chez les Cryptogames.

Chez les Cryptogames, le convergent joue également un rôle important. Il existe dans la plupart des racines, et même dans le cas des *Lycopodium* où la structure semble la plus primitive, il se trouve représenté de façon plus ou moins complète.

Dans la portion phyllaire de ces plantes, il est également représenté. Dans la première phylle du *Polypodium vulgare*, on trouve à la base de la feuille un faisceau vasculaire en alternance avec deux arcs criblés. A mesure qu'on s'élève dans cette feuille, on voit les deux arcs criblés se rapprocher l'un de l'autre et s'unir en un seul arc qui se montre de moins en moins étendu ensuite et se réduit finalement à un seul tube criblé, pendant que le faisceau vasculaire est réduit lui-même à un seul vaisseau. Dans les phylles qui suivent la première, le nombre des éléments constituant le cordon conducteur augmente pro-

gressivement. Il en résulte des modifications graduelles dans la forme de ce cordon et dans l'arrangement de ses éléments qui aboutissent à la formation d'un certain nombre de convergents. Chacun de ces convergents correspond à une partie de l'unité que Bertrand a fait connaître en la décrivant sous le nom de divergeant et à laquelle nous avons déjà consacré un chapitre.

Nôtre convergent correspond à la moitié seulement du divergeant, et cela montre qu'il représente bien la partie fondamentale la plus simple qui puisse être distinguée dans l'appareil conducteur des Cryptogames. On sait, en effet, d'après Bertrand, que le divergeant est la partie élémentaire qui entre dans la constitution de tous les faisceaux conducteurs de ces plantes. Par conséquent, il nous suffit d'avoir signalé la présence du convergent en délimitant la part qui lui revient dans la composition du divergeant, pour permettre de comprendre la structure la plus compliquée des Cryptogames, puisque, ainsi que nous l'avons déjà indiqué, Bertrand et Cornaille ont expliqué, à l'aide du divergeant, la structure de toutes ces plantes.

21. — Constitution primitive du système conducteur dans la racine des Cryptogames.

En prenant pour premier exemple, dans chaque embranchement, une plante aquatique dont les premières phyllorhizes possèdent un seul cordon vasculaire, nous avons eu surtout pour but de simplifier la description et aussi la représentation de l'appareil conducteur de la plante, afin de rendre plus facilement compréhensible l'agencement

des systèmes élémentaires successifs qui entrent dans sa composition. Mais il ne faudrait pas en conclure que le cordon vasculaire axile des plantes aquatiques représente forcément la disposition vasculaire la plus primitive qu'on puisse trouver dans la racine et qu'il correspond en même temps à sa constitution la plus simple.

Dans la racine de beaucoup de plantes aquatiques, le cordon vasculaire axile est une partie seulement du système vasculaire dont les autres éléments ont été résorbés ou sont incomplètement différenciés. On reconnaît alors la véritable disposition vasculaire en examinant les faisceaux criblés. Ces derniers, étant peu ou pas modifiés par le milieu aquatique, conservent leur caractère habituel et alternent soit avec des places occupées par des éléments vasculaires non lignifiés, soit avec des places laissées libres par des vaisseaux disparus. Dans l'un ou l'autre cas, le nombre de ces places indique le nombre des faisceaux vasculaires représentés par le cordon axile, qui souvent est réduit lui-même à un seul vaisseau.

La constitution la plus primitive que l'on observe, dans la racine des plantes actuellement vivantes, comprend un seul faisceau vasculaire centripète en alternance soit avec un, soit avec deux faisceaux criblés. On la rencontre chez les *Selaginella*, les *Isoetes*, les *Lycopodium* et les *Ophioglossum*.

22. — *Comparaison du système conducteur chez une Cryptogame et chez une Phanérogame.*

En dehors des genres que nous venons de citer, la plupart des Cryptogames ont dans leur racine au moins

deux faisceaux vasculaires. Beaucoup de ces plantes, qui ont deux faisceaux vasculaires dans leur première racine, ont seulement dans leur première phylle un unique faisceau vasculaire. Cet unique faisceau est d'ailleurs en continuité avec l'un des deux faisceaux radiculaires ; l'autre faisceau radiculaire étant en continuité avec le faisceau du pied.

Quand on voit les deux cordons ainsi constitués demeurer séparés l'un de l'autre pendant un certain temps, on a l'impression qu'un tel système ne représente pas l'unité primordiale et l'on admettrait volontiers que la racine correspond à deux rhizes primitives comprenant chacune un seul faisceau vasculaire.

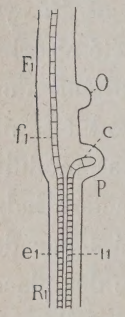

Fig. 51. — *Polypodium vulgare* avec ses deux cordons vasculaires séparés $f_1 e_1$ et ci_1.

La jeune plantule de *Polypodium,* par exemple, possède deux systèmes vasculaires composés : l'un du faisceau radiculaire interne (i_1, *fig.* 51) et du faisceau du pied (*c, fig.* 51) ; l'autre du faisceau radiculaire externe (e_1, *fig.* 51) et du faisceau phyllaire (f_1, *fig.* 51), et nous avons vu que ces deux systèmes demeurent séparés durant la plus grande partie du premier stade.

Cette jeune Fougère peut donc être comparée, à cet égard, à une jeune Dicotylédone qui possède également deux systèmes vasculaires complètement séparés (f_1, r_1, *fig.* 52), pendant le même temps, et correspondant chacun à l'une des deux premières phyllorhizes. Dans le *Polypodium,* l'une des phyllorhizes serait représentée par la moitié interne de la racine et par le pied ; l'autre par la

moitié externe de la racine et par la première phylle. Par conséquent, le pied représenterait une phylle transformée, ayant pour rôle spécial d'assurer la nutrition de la plantule aux dépens du prothalle.

Or, nous ne trouvons dans le mode de formation de la racine aucune trace d'une double origine, puisqu'elle est issue d'une cellule initiale unique et, d'autre part, l'examen des plantules, chez les Cryptogames, ne nous a fourni encore aucun exemple d'un état intermédiaire montrant deux unités radiculaires incomplètement réunies.

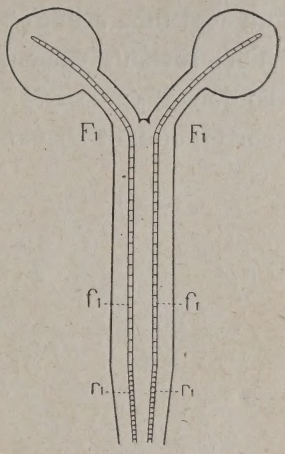

Fig. 52. — *Iberis umbeltata.* avec ses deux cordons vasculaires séparés $f_1 r_1$ et $f_1 r_1$.

23. — Le convergent est asymétrique dans la racine des Cryptogames, en général; tandis qu'il est symétrique dans la racine des Phanérogames.

Dans un grand nombre de Cryptogames, la racine se forme à partir de sa cellule initiale de la manière suivante.

Cette initiale détache d'abord un segment parallèle à chacune de ses trois faces internes. Les segments ainsi détachés se partagent en deux par une cloison plus ou moins exactement radiale, et l'on a six sextants dont les limites demeurent, en général, nettement distinctes.

Dans l'*Azolla*, par exemple, deux sextants opposés (1, 4, *fig.* 53) fournissent chacun deux vaisseaux (*f*, *f'*

fig. 53) dont l'un seulement est différencié (1); deux autres sextants opposés (3, 6, *fig.* 53) fournissent chacun un seul tube criblé (*t*, *fig.* 53); tandis que les deux derniers sextants également opposés demeurent à l'état de conjonctif (2, 5, *fig.* 53). Cela donne deux formations, correspondant chacune à deux sextants, séparées l'une de l'autre, de chaque côté, par un sextant resté à l'état de conjonctif.

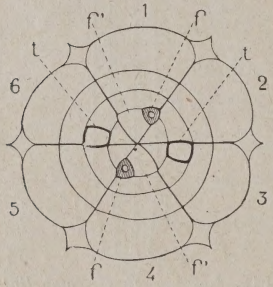

Fig. 53. — *Azolla filiculoides.* Partie centrale d'une coupe transversale de la racine faite à peu de distance du sommet; 1 et 4, sextants vasculaires; 3 et 6 sextants criblés; 2 et 5, sextants demeurant à l'état de conjonctif; *f*, vaisseau différencié; *f'*, vaisseau non encore différencié; *t*, tube criblé.

Chacune des deux formations comprend un faisceau vasculaire centripète en alternance avec un seul faisceau criblé, c'est-à-dire un convergent primitif, tel qu'on l'observe dans la racine d'un *Lycopodium*, par exemple. La racine d'*Azolla* possède donc, en définitive, deux systèmes conducteurs asymétriques représentant chacun le système primitif du *Lycopodium*.

Dans la racine d'un *Marsilia*, d'un *Adiantum*, deux sextants opposés (1, 4, *fig.* 54) fournissent plusieurs vaisseaux qui se différencient longtemps après les tubes criblés; deux sextants opposés (3, 6, *fig.* 54) fournissent chacun plusieurs tubes criblés (*t*, *t*, *t*, *t*, *fig.* 54) disposés

(1) De ces deux vaisseaux, le premier se différencie avant les tubes criblés, constituant le seul exemple faisant exception à la loi de différenciation des éléments conducteurs.

en arc ; les deux derniers sextants (2, 5, *fig.* 54) demeurent encore à l'état de conjonctif. Cela donne donc deux systèmes conducteurs absolument asymétriques, comme ceux que nous venons de signaler dans l'*Azolla*. Mais cette disposition asymétrique était permanente chez l'*Azolla*, tandis qu'elle est transitoire dans les plantes dont nous parlons. En effet, les deux sextants (2, 5, *fig.* 54) différencieront, dans la suite, des tubes criblés qui formeront avec les tubes criblés des sextants 3 et 6 deux arcs continus. Ces deux arcs criblés très étendus se montreront alors également distants des deux faisceaux vasculaires (f_1, f, *fig.* 54) et paraîtront appartenir en commun à l'un et à l'autre. Les deux faisceaux vasculaires fournis par les sextants 1 et 4 en poursuivant leur différenciation centripète arriveront à s'unir l'un à l'autre, au centre de la racine, et constitueront ensemble une bande vasculaire diamétrale en alternance avec les deux arcs criblés. A la fin du développement, cette racine présentera donc la disposition caractéristique

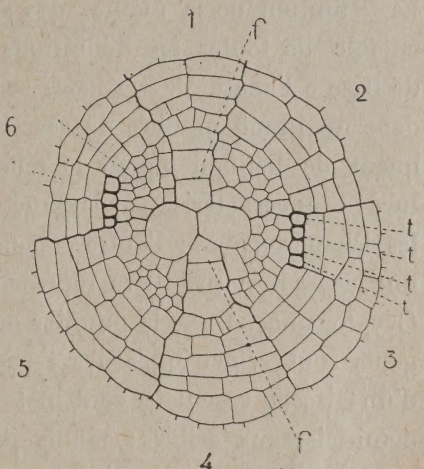

Fig. 54. — *Adiantum setulosum*. Partie centrale d'une coupe transversale de la racine faite à peu de distance du sommet ; 1 et 4, sextants vasculaires ; 3 et 6, sextants criblés ; 2 et 5, sextants encore à l'état de conjonctif ; *f*, vaisseaux non encore différenciés ; *t*, tube criblé.

que présentent dans l'*Iberis*, par exemple, les deux convergents, et on lui attribuera une structure symétrique.

Nous avons montré autrefois que la structure de la racine, dans la plupart des Cryptogames, n'était symétrique ni par rapport à l'axe, ni par rapport à un plan (1). La définition de la racine, qui semblait la moins discutable de toutes les définitions géométriques servant de base à l'anatomie végétale, se trouve donc en défaut dans un grand nombre de cas. Il convient, par conséquent, de distinguer pour la racine deux types de structure : l'un caractérisé par la symétrie axile représenté chez les Phanérogames ; l'autre caractérisé, au contraire, par une asymétrie primitive représenté chez la plupart des Cryptogames. Dans le premier de ces types, les convergents sont symétriques dès l'origine, et formés chacun d'un faisceau vasculaire centripète en alternance avec deux demi-faisceaux criblés ; tandis que, dans le second, les convergents sont primitivement asymétriques et formés chacun d'un faisceau vasculaire centripète en alternance avec un seul faisceau criblé.

24. — *Sur le nombre des convergents de la racine.*

Nous avons vu que la racine de certaines plantes possède un seul convergent, tandis que, dans beaucoup de Cryptogames et de Phanérogames, elle possède deux convergents qui paraissent d'ailleurs correspondre, ainsi que nous l'avons constaté, à deux systèmes conducteurs élé-

(1) Chauveaud Gustave, Recherches sur le mode de formation des tubes criblés dans la racine des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes. *Ann. des Sc. nat. Bot.*, 8e série, t. XVIII.

mentaires qui auraient été à l'origine complètement séparés.

Le nombre des convergents de la racine peut être plus élevé et atteindre même un chiffre relativement considérable, comme on le voit dans les Palmiers. Ce nombre est constant dans certaines plantes, tandis qu'il est variable dans d'autres. En général, il se montre d'autant plus constant qu'il est moins élevé. Toutefois, dans un *Equisetum*, par exemple, certaines racines ont seulement deux convergents ; tandis qu'on voit d'autres racines de la même plante posséder trois convergents. Nous avons déjà constaté que la première racine d'une Cordyline avait quatre convergents, alors que la deuxième en possédait dix ; la troisième, quinze ; les racines suivantes en possédant davantage encore.

Il peut arriver enfin que le nombre des convergents varie dans la même racine. Ainsi, une racine de *Vitis* qui possède, dans le jeune âge, deux convergents, acquiert plus tard, par conséquent à un niveau plus éloigné de sa base, un troisième convergent ; puis, plus tard encore un quatrième, etc.

Ces variations montrent que la constitution de la racine est susceptible d'une complication qui ne peut pas toujours être expliquée par la fusion de plusieurs rhizes, et l'on doit admettre qu'elle résulte de modifications progressives en rapport avec l'accroissement de la feuille à laquelle elle correspond.

Or, la feuille peut acquérir un développement considérable, ainsi que nous l'avons dit, sans qu'il soit nécessaire de recourir à la fusion de feuilles primitives pour expli-

quer son accroissement. Il en serait donc de même pour la racine qui subit d'ailleurs des modifications moins étendues. Aussi, tant que l'on a seulement en présence des variations du nombre de ses convergents, la racine demeure opposable à la feuille et la phyllorhize est encore reconnaissable. Mais la difficulté devient plus grande quand l'accroissement de la racine, au lieu d'être obtenu par l'augmentation du nombre des convergents, est produit par l'accroissement du convergent lui-même dont chacun est susceptible d'acquérir un développement pour ainsi dire illimité, comme on l'observe dans les plantes où il a poursuivi son évolution.

25. — *L'évolution du convergent dans la racine.*

Durant la première phase de l'évolution du convergent, la différenciation vasculaire suit une direction centripète. Dans ce cas, elle peut s'arrêter à une certaine distance du centre de la racine et il existe une moelle formée de conjonctif, comme dans la Ficaire (*Ficaria*), ou bien elle atteint le centre de la racine et il n'y a pas de moelle, comme dans l'*Equisetum*.

Quand l'évolution se poursuit au delà de la première phase, c'est-à-dire quand la différenciation vasculaire se poursuit en direction centrifuge, elle peut atteindre d'abord le centre de la racine et il n'y a pas de moelle, comme dans les Fougères, ou bien elle change de direction sans atteindre le centre de la racine et suit un trajet intermédiaire plus ou moins long avant de devenir centrifuge, laissant une moelle au centre, comme dans le *Phalangium*.

La marche de la différenciation vasculaire en direction centrifuge est d'ailleurs très limitée, chez les Cryptogames, ainsi que chez les Phanérogames où il ne se produit pas de formations secondaires, puisque le nombre des éléments susceptibles de subir la transformation vasculaire est alors peu élevé, ainsi qu'on le voit dans les *Marattia* parmi les Cryptogames, dans les *Phalangium* parmi les Phanérogames.

Au contraire, dans les racines qui possèdent des formations secondaires, l'évolution vasculaire peut se poursuivre en direction centrifuge aux dépens de ces formations, comme nous l'avons constaté en étudiant l'*Iberis*. Elle peut se poursuivre tant que de nouveaux éléments sont produits, par conséquent indéfiniment, puisque les formations secondaires peuvent dans beaucoup de plantes se produire elles-mêmes indéfiniment, de telle façon que la racine est susceptible d'acquérir une épaisseur tout à fait comparable à l'épaisseur de la tige à laquelle elle correspond. C'est ce que l'on peut observer chez beaucoup de Dicotylédones et de Gymnospermes où la racine subit de ce fait des modifications telles qu'elle ne paraît plus pouvoir être opposée à la feuille de ces plantes, mais à leur tige, c'est-à-dire à l'ensemble de leurs caules.

26. — L'apparition des formations secondaires dans la racine des premières phyllorhizes semble coïncider avec la suppression de la rhize dans les phyllorhizes suivantes.

D'après ce que nous savons de l'organisation de la plante, il est facile de comprendre comment une phyllo-

rhize dont la rhize avorte peut être alimentée par la rhize de la phyllorhize précédente. Pour cela, les éléments conducteurs intercaulaires qui relient la phyllorhize nouvelle à la précédente deviennent plus actifs et assurent ainsi sa subsistance. Si la rhize d'une deuxième phyllorhize avorte également, cette deuxième phyllorhize sera alimentée par la même rhize qui alimente déjà la première et il en résultera un surcroît de l'activité des éléments conducteurs intercaulaires assurant le transport des liquides fournis par cette rhize. Si l'avortement de la rhize se produit dans d'autres phyllorhizes, l'accroissement de l'activité des éléments intercaulaires doit être en rapport avec le nombre des feuilles auxquelles il faut subvenir, et il doit en être ainsi pour les éléments conducteurs de la rhize elle-même.

Or, chez les Cryptogames, ainsi que chez les Monocotylédones, en général, l'accroissement de la rhize est limité, aussi le nombre des feuilles alimentées par une seule rhize est limité pareillement et il se produit bientôt une rhize nouvelle qui subviendra aux besoins des phylles suivantes.

On constate, en effet, que les rhizes sont toujours plus ou moins nombreuses dans les plantes appartenant à ces deux groupes.

Chez les Dicotylédones et les Gymnospermes, au contraire, la première racine a acquis la faculté de produire des formations secondaires correspondant à autant de faisceaux intercaulaires qu'il se produit de phyllorhizes à la suite des deux premières. Le nombre des feuilles et par suite le nombre des faisceaux intercaulaires pourra donc

être illimité, puisque de nouveaux éléments conducteurs superposés se produisent toujours, dans la racine, de façon à correspondre aux faisceaux intercaulaires des feuilles nouvelles. Cette organisation secondaire de la racine rend inutile la production de rhizes nouvelles et se traduit, en tout cas, par leur suppression dans les phyllorhizes qui se forment à la suite des deux premières.

En même temps qu'elle a acquis des formations secondaires, la racine des Dicotylédones et des Gymnospermes a acquis une durée plus grande. En devenant unique, elle est devenue persistante. Sa durée, en effet, est illimitée, quand son accroissement est lui-même illimité ; de sorte que ses dimensions peuvent atteindre les dimensions de la tige à laquelle elle est devenue opposable maintenant ; tandis que la puissance de sa ramification se montre en rapport avec le développement du système foliaire qui lui correspond.

La suppression des racines nouvelles n'est d'ailleurs pas absolue. Il n'est pas rare de voir une Dicotylédone produire des racines que l'on désigne sous le nom de racines adventives et qui, par leur situation, rappellent quelquefois d'une manière frappante la constitution ancestrale de la phyllorhize.

27. — *L'évolution du convergent dans la phylle des Cryptogames.*

Dans la phylle des Cryptogames, en général, l'évolution vasculaire ne dépasse guère la phase caractérisée par la formation du convergent. Il existe cependant des Cryptogames où l'on trouve des traces d'une évolution plus

complète qui s'est poursuivie, en direction centrifuge, à l'aide de formations secondaires. Malheureusement, ces plantes nous sont connues seulement par des échantillons fossiles, de sorte que le développement de leur appareil conducteur n'a pas pu être suivi dans ses diverses phases et nous devons nous contenter d'observer la partie de la plante qui se montre bien conservée, c'est-à-dire la tige.

Chez les *Sphenophyllum*, par exemple, la tige possédait trois convergents, et leur différenciation vasculaire, d'abord centripète, devenait intermédiaire et ensuite centrifuge, se poursuivant alors aux dépens de nouveaux éléments d'origine secondaire qui atteignent, dans leur ensemble, une épaisseur notable. Dans certaines espèces, la différenciation vasculaire, au début, était excentrique avant de se montrer nettement centripète. Dans tous les cas, il se formait donc, dans ces plantes, en premier lieu, un bois ou xylème centripète; en second lieu, un xylème centrifuge; et ce double caractère valait à une telle tige le nom de diploxyle. Les anatomistes regardaient cette structure diploxyle comme une formation spéciale de certaines plantes fossiles, alors qu'elle se produit dans la première caule de beaucoup de Phanérogames actuellement vivantes, ainsi que nous l'avons montré en choisissant pour exemple le *Cryptomeria japonica* (1).

Dans la tige du *Sigillaria spinulosa* le nombre des convergents était beaucoup plus grand et la différenciation vasculaire, au lieu de se poursuivre en direction centripète jusqu'au voisinage du centre de la tige, suivait un trajet

(1) Chauveaud Gustave, Le type Cycadéen et la phylogénie des Phanérogames. *Bull. Soc. bot. de Fr.*, 4e série, t. XII.

intermédiaire beaucoup plus tôt, en laissant une moelle plus considérable; puis, peu à peu devenait centrifuge et se poursuivait aux dépens des formations secondaires qui atteignaient une grande épaisseur.

28. — *L'évolution du convergent subit dans la phylle des Phanérogames une accélération basifuge.*

L'évolution du convergent suit la même marche dans la phylle des Phanérogames, mais elle accomplit cette marche avec une rapidité plus grande. On constate d'autant mieux la différence de vitesse qu'on s'éloigne davantage de la racine où la marche de l'évolution est très lente; tandis qu'elle est de plus en plus accélérée, à mesure qu'on se rapproche du sommet de la phyllorhize. C'est ce caractère que nous avons mis en évidence, depuis longtemps, en disant : le développement de l'appareil conducteur présente, dans la portion phyllaire de la plantule des Phanérogames, une *accélération basifuge*. Cette accélération se traduit par une suppression des éléments conducteurs anciens et par une apparition plus hâtive des éléments conducteurs nouveaux.

Ainsi, à mesure qu'on s'élève dans la première phylle de l'*Iberis*, par exemple, on voit le convergent subir les modifications suivantes : le faisceau vasculaire centripète se réduit graduellement, de sorte qu'à une certaine hauteur il n'est plus représenté; en même temps, les deux demi-faisceaux criblés se montrent de plus en plus rapprochés, puis s'unissent l'un à l'autre en dehors du lieu occupé, plus bas, par le faisceau vasculaire. Ces deux

demi-faisceaux criblés forment ensemble un arc criblé, à la hauteur où les vaisseaux centripètes ne sont plus représentés.

Il en résulte que le premier vaisseau différencié, à ce niveau, se trouve situé profondément et représente un vaisseau superposé ou centrifuge. Cette disposition superposée ainsi obtenue est continuée jusqu'à l'extrémité de la feuille, ainsi que dans les ramifications du cordon conducteur, quand il en existe dans la feuille considérée.

La même disposition superposée se trouve réalisée désormais, dès le début de la seconde phylle et des phylles suivantes et les faisceaux phyllaires ainsi que les faisceaux intercaulaires qui leur correspondent présentent aussi, dès leur début, cette disposition superposée.

29. — *L'accélération basifuge est plus ou moins grande dans les différentes plantes.*

L'accélération basifuge a donc pour effet de supprimer la disposition alterne et de faire apparaître, en premier lieu, la disposition superposée. Cette accélération se traduit souvent par la présence de vaisseaux secondaires au sommet du pétiole de la première feuille, alors qu'à sa base les vaisseaux alternes n'ont pas encore achevé leur différenciation.

Chez beaucoup de Phanérogames, la disposition alterne est encore représentée dans la plus grande partie du pétiole. Dans d'autres, l'accélération est plus accusée et la disposition alterne n'est plus représentée que dans la première caule. Enfin, il en est où l'accélération est telle que la disposition alterne n'est plus du tout représentée dans

la première caule, qui montre la disposition superposée dès le début de sa différenciation vasculaire.

30. — L'accélération basifuge se manifeste très peu dans la racine qui a conservé son caractère ancestral.

En comparant la marche de l'évolution vasculaire dans les deux parties de la phyllorhize, on voit que la racine possède toujours au début la disposition alterne, tandis que la première phylle présente, suivant les plantes, tantôt cette disposition, tantôt une disposition différente.

Chez les Cryptogames, en général, la première caule possède une disposition vasculaire qui peut être considérée comme représentant un état plus primitif que la racine; de sorte que, si l'on va dans la première phyllorhize de ces plantes de la phylle à la racine, on passe d'un état vasculaire plus primitif à un état vasculaire plus récent.

Chez beaucoup de Phanérogames telles que l'*Allium*, l'*Iberis*, la première phylle possède la disposition alterne, de sorte que si l'on va, dans la première phyllorhize de ces plantes, de la phylle à la racine, on ne constate pas de changement dans la disposition vasculaire, et par conséquent l'on ne peut pas dire que la phylle présente un état vasculaire plus primitif que la racine.

Enfin, chez les autres Phanérogames, la première phylle a acquis la disposition superposée, comme on peut le constater dans le *Cucurbita* par exemple, de sorte que si l'on va, dans une telle plante, de la phylle à la racine, on passe de la disposition superposée à la disposition alterne, c'est-à-dire d'une disposition récente à une dispo-

sition primitive et, dans ce cas, c'est la racine qui représente l'état vasculaire le plus primitif.

31. — C'est l'accélération basifuge qui a mis en défaut les diverses théories.

Les constatations précédentes nous montrent quelle a été l'erreur fondamentale des diverses théories. Les auteurs qui prenaient, avec Van Tieghem, les dispositions vasculaires des différents membres pour des types de structure fondamentalement différents, admettaient cependant qu'elles sont également primitives. Ceux qui soutenaient les théories foliaires admettaient, au contraire, que certaines de ces dispositions sont plus primitives que les autres, mais c'est précisément à la racine qu'ils attribuaient l'origine la plus récente et s'efforçaient en conséquence de greffer la disposition alterne de cette racine sur la disposition superposée de la tige qu'ils supposaient toujours préétablie.

Enfin, les partisans des théories phytonaires, allant plus loin encore, supposaient que les faisceaux superposés de la tige deviennent eux-mêmes les faisceaux alternes de la racine.

Il est vrai que les théories foliaires, en particulier, se voyaient confirmées par les observations récentes et il semblait hors de doute que c'était bien la feuille qui était la partie de la plante la plus primitive, celle qui, à l'origine de la végétation, se trouvait seule représentée. C'est pourquoi les partisans de ces théories croyaient avoir toute sécurité quand ils reconstituaient la plante en prenant la feuille pour point de départ, et ils ne

tenaient aucun compte des objections qu'on leur présentait.

Nous avions cependant essayé d'attirer leur attention, depuis fort longtemps, en soutenant que le premier stade du développement vasculaire des Phanérogames doit être cherché dans leur racine, et non pas dans leur feuille où d'ordinaire il n'est plus représenté. Mais, cette contradiction en apparence paradoxale, qui consistait à prendre le membre le plus récent pour point de départ de l'évolution vasculaire, avait été accueillie soit avec indifférence, soit avec mépris. C'est ainsi que l'auteur de la théorie du péricaulome en avait conclu que nous prétendions faire dériver la feuille de la racine et trouvait une telle prétention indigne d'être discutée (1).

Si l'auteur allemand avait soupçonné cette accélération basifuge dont nous avions déjà fourni tant de preuves, il n'aurait sans doute pas formulé un jugement aussi peu flatteur pour sa perspicacité et nous n'aurions pas à relever aujourd'hui son erreur. Car c'était une erreur de nous attribuer la prétention de faire dériver la feuille ou même la tige de la racine, alors que nous avions pris soin de séparer toujours complètement l'évolution structurale et l'évolution morphologique. C'était une autre erreur de croire qu'un membre dont l'origine est primitive conserve forcément une disposition vasculaire primitive et ne subit par conséquent aucune évolution vasculaire.

Nous avons montré que l'évolution vasculaire se poursuit dans toutes les parties du végétal, et offre une

(1) Potonié H., *Grundlinien der Pflanzen-Morphologie im Licht der Paläontologie*. Iena, G. Fischer, 1912.

marche très inégale dans les deux parties de la phyllorhize. Cette marche s'effectue, en effet, très lentement dans la racine, s'accélère au contraire dans la phylle, de telle sorte qu'elle peut être arrivée à un stade fort avancé, dans la phylle, comme on l'observe chez certaines Phanérogames, tandis qu'elle est encore à un stade primitif, dans la racine. Par conséquent, si l'on veut, dans ces plantes, suivre le développement vasculaire, il est absolument indispensable de prendre pour point de départ la racine, c'est-à-dire le membre auquel est attribuée la plus récente origine.

Nous savons que c'est précisément le contraire qui a été fait par les auteurs dont nous avons, au début de ce mémoire, rappelé les observations, et c'est pourquoi non seulement leurs hypothèses, mais leurs descriptions elles-mêmes ont été mises en défaut.

CONCLUSION

Le désaccord entre les théories et les faits ontogéniques que nous avions eu l'occasion de signaler se trouve donc pleinement confirmé. Ces théories ne sont pas en harmonie avec la constitution du végétal dont nous avons pu suivre l'édification progressive. Cette édification s'est produite, sous nos yeux, à l'aide de plantules élémentaires correspondant à autant d'unités fondamentales et nous avons retrouvé les mêmes unités fondamentales dans les différents groupes de plantes vasculaires.

Parmi les constatations faites au cours de nos recherches, il en est une qui doit être soulignée en raison de son importance spéciale. Quand les auteurs des théories foliaires veulent expliquer comment une ramification du thalle primitif a pu devenir un axe central et vertical, tandis que les autres ramifications de ce thalle sont devenues des branches latérales ou simplement des appendices, ils font intervenir un certain nombre de considérations qu'ils présentent d'ailleurs sous une forme hypothétique. Par exemple, ils invoquent l'influence des milieux sur les générations successives de végétaux des temps primitifs, alors que les conditions réalisées dans ces milieux et

l'existence elle-même des végétaux mis en cause sont tout à fait problématiques. Or, nous avons apporté une explication précise, sans faire intervenir la moindre hypothèse, en invoquant simplement le développement des plantes actuelles. Nous avons, en effet, montré comment le massif initial de ces plantes se transforme en bourgeon latéral et devient finalement le bourgeon axile ou terminal.

Nous avons également indiqué la signification d'un certain nombre de faits qui nous paraissent maintenant découler les uns des autres, dans une évolution harmonieuse. Ainsi, à mesure qu'on considère, dans la même plante, des phyllorhizes de plus en plus récentes, ou à mesure qu'on s'élève des Cryptogames aux Phanérogames, la disparition de la rhize est de plus en plus fréquente et devient la règle chez les Dicotylédones, où, dans les phyllorhizes qui suivent les deux premières, la racine apparaît seulement à l'état d'exception, sous la forme adventive. En devenant unique, la racine a acquis la faculté de s'accroître indéfiniment et de persister autant que la tige elle-même, c'est-à-dire parfois pendant des siècles.

La contradiction apparente qui, dans certains végétaux, s'est établie entre les deux membres de la première phyllorhize a été également expliquée par la marche inégale de l'évolution vasculaire, et nous avons vu en même temps comment l'accélération basifuge a mis en défaut jusqu'ici les descriptions et les théories.

Enfin, le développement de l'appareil conducteur nous a encore montré qu'il existe néanmoins un parallélisme complet entre la morphologie interne et la morphologie

externe, puisque l'appareil vasculaire de la plante entière est constitué par la formation répétée de systèmes élémentaires correspondant chacun à l'une des phyllorhizes.

Nous pouvons donc résumer les résultats essentiels établis dans ce mémoire en disant : les végétaux à racine sont formés de plantules élémentaires ou phyllorhizes et leur constitution présente l'unité de plan morphologique ainsi que l'unité de plan structural.

CHARTRES. — IMPRIMERIE DURAND, RUE FULBERT.

PAYOT & Cie, 106, Boulevard Saint-Germain, PARIS

ÉMILE MEYERSON

DE L'EXPLICATION DANS LES SCIENCES

Deux volumes in-8, ensemble. . . . . 40 fr. »

Expliquer les phénomènes, expliquer l'univers; est le but suprême de la Science, comme de la philosophie elle-même. Mais il y a antinomie entre l'instrument de notre connaissance, la raison, qui ne peut procéder que par le moyen de l'identité, et la réalité du monde, qui échappe perpétuellement à l'identification et dont l'essence est d'être irrationnelle. La réalité nous est-elle donc insaisissable ? Tel est le problème capital que pose et qu'élucide avec profondeur M. Émile Meyerson dans ce livre *De l'Explication dans les Sciences* qui devra désormais servir, pour employer une expression de l'auteur dans sa préface, de « prolégomènes à toute métaphysique future ».

Dr ACHALME

LES ÉDIFICES PHYSICO-CHIMIQUES

TOME I

L'ATOME

SA STRUCTURE, SA FORME

Avec dessins à la plume de M. Raoul Leclerc.

Un volume in-8. . . . . 15 fr. »

Ce livre clair et hardi plaira également aux théoriciens et aux praticiens, car il apporte enfin à l'étude des phénomènes chimiques une base à la fois rationnelle et concrète.

PAYOT & Cie, 106, Boulevard Saint-Germain, PARIS

PAUL APPELL
Membre de l'Institut, Recteur de l'Université de Paris.

ÉLÉMENTS
DE LA
THÉORIE DES VECTEURS
ET DE LA
GÉOMÉTRIE ANALYTIQUE

Un vol. relié avec 57 figures dans le texte. . . . . 4 fr.

La géométrie analytique ainsi que la théorie des vecteurs sont d'origine française. Descartes d'une part, Cauchy et Poinsot de l'autre en sont les auteurs. Exposer les éléments de ces deux sciences, en appuyant les deux théories l'une sur l'autre, tel est le but de l'ouvrage.

GEORGES MATISSE
Docteur ès sciences.

LE MOUVEMENT SCIENTIFIQUE CONTEMPORAIN EN FRANCE
I. LES SCIENCES NATURELLES

Un vol. relié avec 25 figures dans le texte. . . . . 4 fr.

Ce premier volume d'un ouvrage destiné à faire connaître au grand public le mouvement scientifique contemporain en France, expose d'admirables découvertes françaises récentes en botanique, zoologie et biologie générale.

L'auteur a choisi parmi les savants les plus éminents dans chaque branche quelques-uns de ceux qui ont véritablement créé ou fait avancer la science. Il a analysé leur œuvre de façon approfondie, cherchant toujours à mettre en lumière les principes et les idées générales ayant une valeur scientifique et une portée philosophique.

(La Croix.)

PAYOT & Cie, 106, Boulevard Saint-Germain, PARIS

A. MEILLET
Professeur au Collège de France.
Directeur d'études à l'École des Hautes Études.

LES LANGUES DANS L'EUROPE NOUVELLE

Un vol. in-16. . . . . 7 fr. 50

Livre tout plein d'idées, de faits rigoureusement contrôlés. Personne en France — et probablement à l'étranger — ne connaît autant de langues modernes ou anciennes que M. Meillet. Personne aussi n'a étudié le langage d'une manière plus scientifique, ni autant réfléchi sur les problèmes généraux de la linguistique.

L. Laurand (*Les Études*).

J. LARGUIER DES BANCELS
Professeur à l'Université de Lausanne.

INTRODUCTION A LA PSYCHOLOGIE

L'INSTINCT ET L'ÉMOTION

Un vol. in-8. . . . . 15 fr.

Voici un livre de psychologie qui a pour nous la nouveauté et l'avantage de n'être pas construit sur le modèle des manuels que nous avons en France. Ceux-ci, quelles que soient souvent leur grande valeur et leur originalité, ont cet inconvénient d'être commandés par les programmes du baccalauréat et les traditions de la classe de philosophie ; obligés de ne laisser de côté aucune question et de distribuer leur matières d'après un plan convenu, ils se ressemblent tous quant à la forme et la composition. M. Larguier des Bancels a conduit le sien librement, n'abordant que les sujets qui venaient dans la suite de sa pensée, les développant tout à son aise.

(*Revue Pédagogique.*)

PAYOT & Cie, 106, Boulevard Saint-Germain, PARIS

VILFREDO PARETO

TRAITÉ
DE SOCIOLOGIE GÉNÉRALE

Deux volumes grand in-8, ensemble . . . . . **80** fr.

Un des efforts les plus puissants qui aient été faits pour comprendre les uniformités de l'histoire.

ADRIEN NAVILLE (*Journal de Genève*).

Cet ouvrage considérable est un travail énorme qui intéresse le lettré, l'historien, le philosophe au moins autant que le sociologue.

(*Le Mercure de France.*)

On connaît l'importance des travaux dus à ce savant maître. Son nouvel ouvrage : **Traité de Sociologie générale**, est un traité complet de sociologie dont on ne voit guère l'équivalent.

(*Revue générale de Droit.*)

Dr R.-A. REISS

Docteur ès sciences, Professeur à l'Université de Lausanne.

MANUEL
DE POLICE SCIENTIFIQUE
(TECHNIQUE)
I. VOLS ET HOMICIDES

Préface de M. Louis LÉPINE, ancien préfet de police de Paris.

Un vol. in-8 avec 149 figures dans le texte. . . . . **30** fr.

Cet ouvrage est un véritable monument élevé à la science policière.

Dr EUG. STOCKIS (Liège).

On constate tout au long du premier volume que l'auteur a fait pour les criminels ce que le Fabre de la *Vie des insectes* a fait pour le scarabée sacré, avec la même patience et, si on peut dire, avec le même amour.

(*Le Temps.*)

Dec. 11. 1926. 207152. Bot. C.
Author Chauveaud, Gustave
Title La constitution des plantes vasculaires.

University of Toronto Library

DO NOT REMOVE THE CARD FROM THIS POCKET

Acme Library Card Pocket
Under Pat. "Ref. Index File"
Made by LIBRARY BUREAU